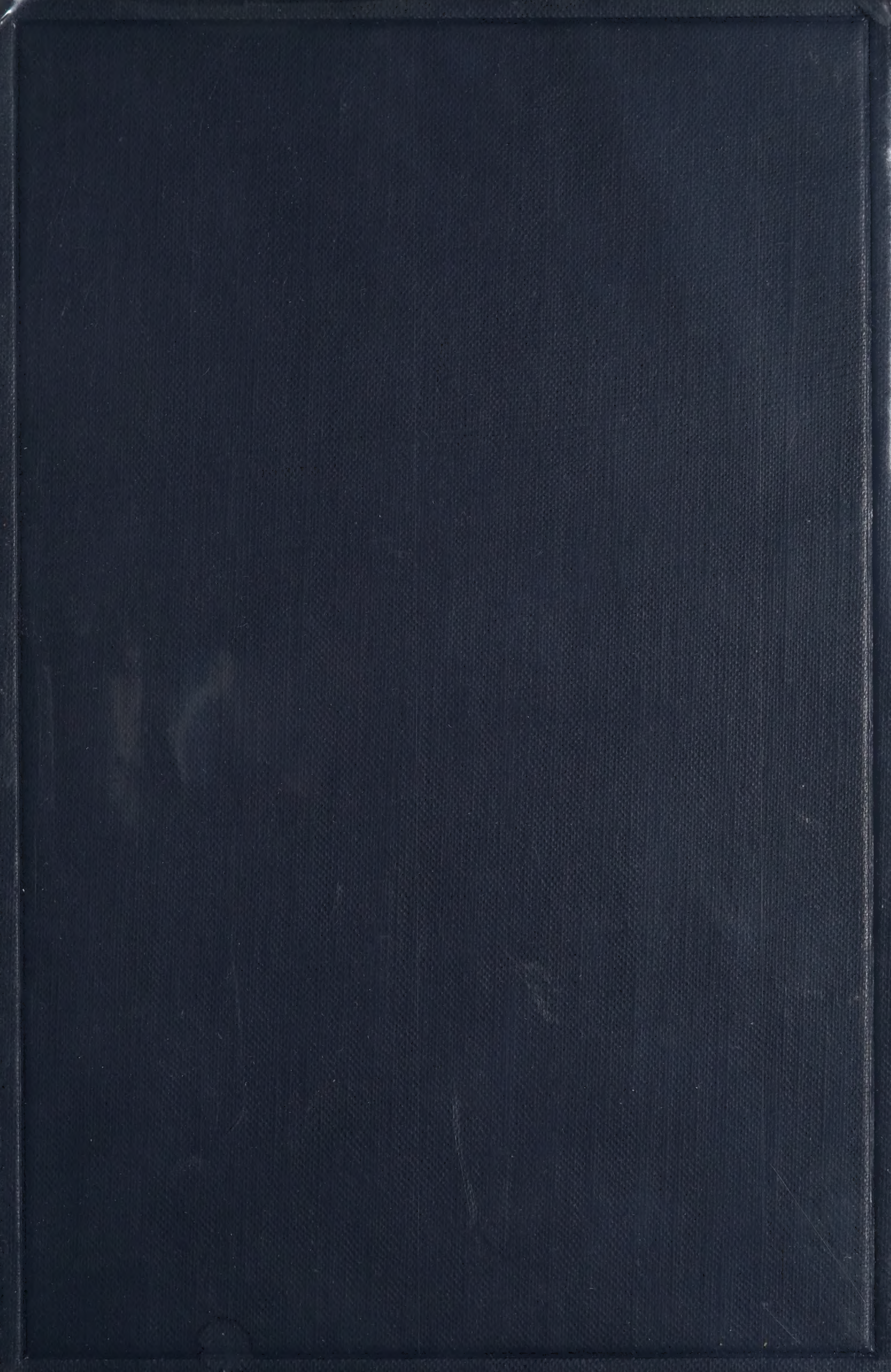



I'm green
>30% Biobased
Verified by ASTM D6866
CoLibrì
Made in Italy

RECHERCHES
SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION
DES PLASTIDES
CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES

Contribution à l'étude de la Cellule végétale

RECHERCHES
SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION
DES PLASTIDES
CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES

Contribution à l'étude de la Cellule végétale

PAR

Louis EMBERGER

Docteur ès sciences,
Pharmacien,
Ancien Préparateur à la Faculté de Médecine
et de Pharmacie.

Avec 21 figures dans le texte
ET 10 PLANCHES HORS TEXTE

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1921

RECHERCHES SUR L'ORIGINE

ET

L'ÉVOLUTION DES PLASTIDES

CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE LA CELLULE VÉGÉTALE

AVANT-PROPOS

En livrant à la publicité les résultats de nos recherches nous associons, dans une même pensée reconnaissante, tous ceux qui nous ont encouragé et guidé.

A M. A. Guilliermond qui fut toujours pour nous le Maître incontesté, nous dédions cette thèse en lui exprimant notre profonde, notre inaltérable reconnaissance. Nous n'oublierons jamais les moments passés auprès de lui, dans un contact qu'il a bien voulu rendre intime avec sa pensée scientifique si vivifiante et si sûre ; nous nous souviendrons toujours de l'exquise amabilité dont il fit preuve, constamment, vis-à-vis d'un élève souvent un peu ingrat, et qui profitait parfois bien mal de ses conseils.

Nous devons des sentiments de respectueuse gratitude à M. le professeur Gaston Bonnier, Membre de l'Institut ; en présentant nos Notes à l'Académie des Sciences il nous a apporté un inappréciable encouragement.

Notre reconnaissance est grande aussi envers M. le professeur R. Gérard, qui nous a ouvert les portes de son

Laboratoire, nous procurant ainsi, avec ses conseils, les ressources indispensables à l'accomplissement de nos travaux. M. Chifflot, chef des Travaux de Botanique et M. Faucheron, préparateur, ont bien voulu, en maintes occasions, avec une inépuisable complaisance, nous faciliter nos recherches. Nous sommes heureux de leur adresser nos très vifs remerciements.

Enfin M. le professeur Policard, en acceptant dans les *Archives de Morphologie générale* cet encombrant mémoire, nous a créé envers lui un grand devoir de reconnaissance dont nous tenons à nous acquitter ici.

En pensant dans cet avant-propos à M. G. Mangenot nous sommes heureux de témoigner à notre excellent ami l'expression de notre meilleure amitié et de nos sentiments très reconnaissants pour les innombrables services qu'il nous a rendus au cours de nos recherches. Nous ne faisons ainsi que rendre justice à un caractère très loyal et très dévoué.

Nous tenons, en terminant, à dire à M. le professeur Depéret, membre de l'Institut, combien nous sommes fier de l'honneur qu'il nous fait en acceptant de présider le jury de cette thèse. Que M. le professeur Couvreur, dont les bienveillants conseils nous ont guidé, jadis, à nos débuts dans les Sciences Naturelles, soit assuré du grand plaisir que nous cause sa présence parmi les savants qui vont juger nos travaux.

INTRODUCTION

Les méthodes cytologiques employées jusqu'à ces dernières années ont permis d'observer le noyau dans tous les détails de sa structure et de ses attitudes fonctionnelles. Malheureusement aucune de ces méthodes ne conservait le cytoplasme pour en permettre l'étude. L'introduction récente de techniques dites mitochondriales, a permis de réaliser une meilleure fixation du protoplasme et d'en conserver certains éléments constitutifs, les mitochondries, qui, jusqu'à présent, avaient échappé à toute investigation. Ces méthodes ont été le point de départ d'une série de travaux de la plus haute importance, aussi bien sur la cellule animale que sur la cellule végétale. Elles ont démontré, pour ce qui concerne cette dernière, que les plastides ou leucites sont assimilables aux mitochondries. Les premiers résultats n'ont pas échappé, comme il fallait s'y attendre, à certaines erreurs, qu'une analyse de plus en plus précise a permis peu à peu de rectifier. En outre, ces travaux ont été l'objet de nombreuses controverses, parce que toute notion nouvelle ne s'introduit que lentement dans la Science.

Notre but, en abordant cette étude, est d'apporter une

contribution à l'étude du cytoplasme de la cellule végétale et de ses constituants morphologiques, d'essayer d'éclaircir les points discutés et surtout de résoudre la question de l'origine des plastides dans un Embranchement où elle était encore à peine connue, celui des Cryptogames Vasculaires.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE DE LA QUESTION ET TECHNIQUE

I. — ÉTAT DE LA QUESTION DES MITOCHONDRIES

Les premiers travaux sur la structure du cytoplasme et sur ses constituants morphologiques ont pour objet la cellule animale. Les mitochondries étaient déjà bien connues chez les Animaux, lorsqu'on a songé à les déceler chez les Végétaux. Il est donc indispensable, à quiconque veut acquérir des idées sur la structure cytoplasmique de la cellule végétale, de connaître les faits établis depuis longtemps en cytologie animale.

Nous envisagerons donc dans cet aperçu historique :

1° Les recherches sur la cellule animale.

2° Les recherches sur la cellule végétale.

1° Recherches sur la cellule animale. — On nous permettra d'être bref sur ce premier paragraphe. La connaissance des résultats les plus remarquables est ici seule indispensable et d'ailleurs d'excellentes revues générales, entre autres celle de Duesberg (1912) et celle, plus récente, de Cowdry (1919) renseigneront le lecteur désireux de plus amples détails.

C'est R. Altmann (1894) qui découvrit dans le protoplasme des cellules animales des organites en forme de grains ou de filaments, qu'il a appelés « *bioblastes* », dont la présence est constante et qui se transmettent

par division. Il leur attribua des fonctions très importantes dans la vie des cellules, en particulier un rôle élaborateur. Altmann, sûr de sa découverte, édifia sur elle des théories hasardeuses qui ne rencontrèrent qu'indifférence ou même hostilité déclarée. Ses résultats furent considérés comme illusoires par tous les cytologistes de son temps. Sa méthode de fixation inspirait d'ailleurs une certaine défiance, ne comportant pas les procédés employés par Flemming ; de plus Altmann mourut, atteint d'une maladie mentale, ce qui acheva le discrédit de ses théories. Peu de temps après cependant, Arnold retrouva des formations très analogues aux bioblastes et qu'il désigna sous le nom de *plasmosomes*.

Mais c'est seulement après les travaux de Benda que l'on admit définitivement l'existence, dans le protoplasme de toute cellule d'organites susceptibles de se diviser et ayant la forme de grains isolés (mitochondries granuleuses) ou réunis en chaînettes (chondriomites), et aussi d'après les recherches de Meves, en forme de bâtonnets ou de filaments allongés, tortueux, onduleux, parfois ramifiés (chondriocontes). Ces formes peuvent passer de l'une à l'autre. Les éléments filamenteux semblent résulter de la croissance des grains et des bâtonnets et les chondriomites du sectionnement des chondriocontes. Ces éléments ont été désignés sous les noms de *mitochondries* (μιτος = fil et χονδρον = grain), ou *chondriosomes*, ou encore *plastosomes*. On s'aperçut bientôt que ces éléments correspondaient aux bioblastes d'Altmann.

Depuis, tous les cytologistes ont retrouvé ces formations dans les cellules des tissus les plus divers et jusque dans les Protozoaires : chaque élément cellulaire possède

un *système mitochondrial*, ou *chondriome*, ou *plastome*, dont les fonctions sont évidemment importantes.

Nous avons dit dans l'Introduction que les méthodes dites mitochondriales sont indispensables pour mettre en évidence ces organites fondamentaux. Nous préciserons ici en disant que ces méthodes reposent sur l'emploi de fixateurs dépourvus d'acide acétique et d'alcool. Ces liquides détruisent le chondriome. Les fixateurs mitochondriaux les plus employés sont des mélanges chromo-osmiques (Altmann, Benda), des mélanges de bichromate de potasse et de formol (Regaud), le formol commercial, etc. Nous reviendrons plus loin d'ailleurs, et avec plus de détails, sur ces techniques. Toutefois nous dirons encore ici que, si les sels de chrome influencent si favorablement la détection des mitochondries, c'est, selon Regaud, parce qu'ils insolubilisent les substances dont elles seraient constituées (Mayer, Schæffer, Fauré-Frémiet). Ainsi fixé, le chondriome est coloré par les teintures les plus diverses (hématoxyline, fuchsine, violet cristal). Ses éléments se détachent toujours dans les préparations réussies avec une extrême netteté sur la masse homogène du cytoplasme. Disons enfin que les mitochondries ne sont pas des artéfacts, car on a pu les observer sur le vivant, avec ou sans coloration vitale (Laguesse, Fauré-Frémiet, R. et H. Lewis). Elles se distinguent du cytoplasme homogène et hyalin par leur réfringence un peu plus accentuée. Elles sont facilement altérables et se transforment sous l'influence des solutions hypotoniques en grosses vésicules aqueuses. Elles ne se colorent vitalement que très difficilement et seulement par des colorants spéciaux (violet de Dahlia, vert Janus). Les recherches de Policard, R. et H. Lewis,

Cowdry ont montré qu'elles sont très sensibles à l'action de la chaleur et qu'une température de 47° à 50° suffit à les détruire.

La majorité des cytologistes tends à attribuer aux mitochondries un rôle élaborateur.

a) On avait remarqué depuis longtemps dans la région externe des cellules sécrétices de certaines glandes, de gros grains évidemment en rapport avec le produit de sécrétion. Ces grains sont particulièrement nets dans le pancréas où Claude Bernard les avait observés en les appelant *grains de zymogène.* Ils existent aussi dans les glandes salivaires. Les travaux de Michaelis, Laguesse, Hoven, sur le pancréas, de Hoven, Regaud, sur les glandes salivaires démontrent que ces grains sont produits par les chondriocontes qui remplissent les cellules glandulaires au repos. Au moment de l'activité, ces chondriocontes se renflent à une de leurs extrémités ou sur divers points de leur trajet en prenant des formes de massues ou de chapelets. Ces renflements s'isolent : ce sont les grains de zymogène. Le chondriome se réduit au fur et à mesure que les grains se multiplient. Au moment de l'excrétion, il ne reste que quelques mitochondries destinées à perpétuer le chondriome.

La même description s'applique à la production, par les mitochondries, dans le rein des Ophidiens, étudié par Regaud, de grains de ségrégation de nature encore inconnue.

b) Les graisses se forment aussi très probablement aux dépens des mitochondries comme l'ont montré Dubreuil et surtout Athias. Ce dernier auteur a décrit dans les cellules interstitielles de l'ovaire de Chauve-Souris des chondriocontes vésiculeux ; la vésicule, remplie de

graisse, brunit par l'acide osmique du fixateur de Benda.

c) Les travaux de Prenant et de son école (M[lle] Asvadourova, Verne), les recherches de Luna ont démontré, sur différents objets, la production de pigments aux dépens de certaines mitochondries. Déjà auparavant, Mulon avait observé des faits analogues dans les cellules corticales de la glande surrénale du Cobaye et Policard, dans certaines conditions, avait vu dans les cellules hépatiques les cristaux d'hémoglobine se former aux dépens des chondriocontes.

Bien d'autres travaux pourraient encore être cités dans le même ordre d'idées. Presque tous font ressortir la fonction élaboratrice du chondriome. Il semblerait que les mitochondries ont pour rôle de puiser dans le milieu intérieur les matériaux nécessaires au métabolisme des cellules, pour les élaborer et les excréter, après les avoir profondément transformés (Hypothèse de la fonction éclectique des mitochondries ; Regaud 1911).

Le rôle élaborateur des mitochondries est cependant contesté par un certain nombre d'auteurs (Levi, Guyesse-Pélissier, R. et H. Lewis, etc.).

Beaucoup d'auteurs admettent que certains éléments du chondriome produisent au cours du développement les différenciations cellulaires qui caractérisent les tissus les plus spécialisés de l'organisme. Pour Meves, les mitochondries se transforment en myofibrilles au cours de l'évolution du tissu musculaire. Hoven admet que les neuro-fibrilles des cellules nerveuses adultes dérivent des chondriocontes des cellules embryonnaires, dont les propriétés chimiques se sont modifiées et qui se sont anastomosés en un réseau fibrillaire. Mais le rôle du chondriome dans l'édification de ces différenciations cel-

lulaires paraît moins bien établi que son rôle élaborateur. Il est certain cependant, que, dans divers tissus, les mitochondries changent de propriétés chimiques et modifient quelque peu leurs formes. Elles deviennent en général très résistantes vis-à-vis des agents fixateurs. C'est ainsi que dans les tubes contournés du rein des Mammifères on connaît depuis longtemps un segment spécial où les cellules apparaissent traversées par de gros bâtonnets rigides (bâtonnets de Heidenhain) ; ces formations représentent le chondriome, comme on le sait maintenant.

Nous retrouverons avec les plastes végétaux des modifications physico-chimiques et morphologiques analogues de certaines mitochondries.

Enfin, et nous reviendrons ultérieurement sur ce point, les mitochondries joueraient un rôle dans l'hérédité. Cette idée émise par Altmann, Delage, et surtout Meves, a été vivement combattue. Nous dirons ce que nous croyons qu'il faut en penser.

2° Recherches sur la cellule végétale. — Les mitochondries n'ont été décélées que tardivement (1904) dans le Règne végétal. Mais, pour la bonne intelligence de la question du chondriome des Végétaux, il faut étudier d'abord certaines formations cytoplasmiques spéciales à la cellule végétale, et depuis longtemps connues : les *leucites* ou *plastides* [1], qui, on le verra, ne sont autre chose que des mitochondries.

1. Van Tieghem a donné à ces organites le nom de leucites. Ce terme qui a prédominé en France, bien que postérieur à celui de plastide, a l'inconvénient de n'avoir aucune signification précise. Le terme de chloroleucite est d'ailleurs contradictoire. On doit à notre avis préférer, avec Guilliermond, le nom plus précis de plastide, créé par Schimper, et qui indique la propriété fondamentale de ces éléments, qui est l'élaboration.

Les *plastides* ou *plastes* ou *leucoplastes* lorsqu'ils sont inactifs ont été découverts par Schimper en 1880. Ce sont, d'après cet auteur, des corpuscules apparemment protéiques de formes très variables et chargés d'élaborer diverses substances telles que la chlorophylle ou les pigments. Avant Schimper, on admettait, que ces produits apparaissaient à l'intérieur du protoplasme à la suite de condensations, de différenciations de la substance albuminoïde fondamentale, processus toujours assez vagues et sur lesquels les divers auteurs s'accordaient mal (Mulder, Sachs, Haberlandt, Gris, Trécul). Dans une série de patientes recherches, W. Schimper montra que l'amidon n'est jamais élaboré par le cytoplasme lui-même, mais est toujours le produit de l'activité d'organites spéciaux, les *amyloplastides* ou *amyloplastes*. Si les plastes supportent de la chlorophylle, ce sont des *chloroplastes* ou *chloroplastides*. Enfin il constate en même temps que les pigments rouges (carotine) et jaunes (xanthophylle) des fleurs, des fruits et de certaines racines sont aussi élaborés dans l'intérieur d'organites analogues qu'il nomme *chromoplastes* ou *chromoplastides*.

Tous ces plastes ou plastides sont, d'après Schimper, des corps albuminoïdes et des organites constants, doués d'une vie propre, capables de se multiplier par division. Ils se transmettent ainsi, par l'intermédiaire de l'œuf, d'un individu à l'autre : ils sont susceptibles de nombreuses métamorphoses ; d'abord indifférenciés sous forme de leucoplastes, ces éléments peuvent se transformer en amyloplastes et en chloroplastes, et ceux-ci évoluer en chromoplastes.

Les chloroplastes résultent toujours de la différenciation de leucoplastes, qui s'accroissent et s'imprègnent

de chlorophylle. Les chromoplastes proviennent, soit de la différenciation de leucoplastes ou d'amyloplastes soit, comme il a été dit plus haut, d'une transformation des chloroplastes. Schimper admet que ces organites sont présents dans l'œuf à l'état de leucoplastes, mais il s'appuie surtout, pour soutenir cette théorie, sur les travaux de Schmitz qui ont démontré la persistance des chloroplastes chez beaucoup d'Algues (Chlorophycées et Siphonées) et il ne peut fournir aucune preuve décisive de cette origine dans les végétaux supérieurs. Ces organites resteraient sous cette forme dans les tissus incolores, en particulier dans la racine. Dans la tige et la feuille au contraire, ils se changeraient en chloroplastes, tandis que dans les fleurs et les fruits ils se métamorphoseraient en chromoplastes.

Cependant Schimper n'arrive à différencier que rarement les plastides dans les méristèmes et admet alors que leur petitesse et la densité du cytoplasme les rendent invisibles.

Presque à la même époque, A. Meyer confirme les résultats de Schimper et admet que les plastes, qu'il appelle *trophoplastes*, sont des organites permanents de la cellule et ne se forment que par division. Ils apparaissent sous forme de leucoplastes auxquels A. Meyer donne le nom d'*anaplastes*, puis ils peuvent évoluer ultérieurement en chloroplastes auxquels cet auteur réserve le nom d'*autoplastes* ou en chromoplastes.

Courchet et Bredow, puis longtemps après, Famintzin et Miller vérifient et confirment les résultats de Schimper et Arthur Meyer. Tous ces auteurs admettent que les plastides sont des organites permanents de la cellule et qu'ils persistent pendant tout le cycle évolutif de la plante en conservant leur individualité.

Une autre catégorie de plastides, des plastides formateurs de graisse, fut ensuite mise en évidence par Wakker sous le nom d'*oléoplastes*; mais ces éléments restent encore énigmatiques.

Enfin, à la suite des travaux de de Vries et Went, qui considèrent les vacuoles comme des organites permanents de la cellule, au même titre que les plastides et incapables de se former autrement que par division de vacuoles préexistantes, Van Tieghem a cru pouvoir rapprocher les vacuoles des plastides en les désignant sous le nom d'*hydroleucites*. Comme les plastides ordinaires, ces hydroleucites élaboreraient diverses substances et notamment des substances protéiques et donneraient naissance aux grains d'aleurone.

Cependant les résultats de ces auteurs, reposant exclusivement sur des observations vitales, souvent fort délicates, n'apportaient pas de résultats absolument décisifs; ils ne démontraient pas d'une manière précise que l'amidon peut naître aux dépens de l'amyloplastide ; enfin ils laissaient subsister une grande obscurité dans la questiou de l'origine des plastides chez les Végétaux supérieurs. Aussi ces travaux, malgré leur grand intérêt et la solidité de leurs résultats, furent l'objet des plus vives controverses. Nægeli, Godfrin, Belzung, Eberdt, d'Arbaumont et, plus récemment, Vouk, admettent que les plastides naissent soit d'une métamorphose des grains d'amidon, soit d'une différenciation cytoplasmique, et contestent la formation des grains d'amidon aux dépens des leucoplastes. Plus récemment encore, Schiller admet que les chloroplastes résultent d'une différenciation de granules émanés du noyau.

La question était donc des plus confuses et ne pouvait

être résolue que par la découverte d'une méthode permettant la différenciation des plastides sur coupes fixées et colorées. Les techniques mitochondriales qui respectent la structure protoplasmiques et colorent ses éléments constitutifs étaient destinées à faire grandement progresser la question des plastides. Cependant, depuis 1904, année où Meves découvrit les mitochondries végétales dans les cellules nourricières des grains de pollen des Nymphéacées, jusqu'à 1910, l'étude des plastides fut négligée. Les chercheurs de cette période Meves, Tischler, Smirnow, Duesberg et Hoven, Nicolosi-Roncati, se bornèrent à déceler dans certaines cellules végétales (cellules embryonnaires ou cellules nourricières des grains de pollen) un chondriome identique à celui de la cellule animale.

La question des plastes entre dans une nouvelle phase avec les travaux de Pensa (1910). En observant les ovaires de diverses fleurs (*Lilium candidum*, *Tulipa Gessneriana*, *Papaver Rhoeas*, *Rosa thea*, *Solanum tuberosum*) ce savant montre que, dans les carpelles, les chloroplastes résultent de la transformation de petits éléments filamenteux présentant les caractères morphologiques des mitochondries animales. Pensa décrit la transformation de filaments semblables à des chondriocontes qui se segmentent en chaînes de petits grains ; puis ces grains se séparent après avoir augmenté de volume et deviennent des chloroplastes typiques, tout en conservant la propriété de se diviser. Pensa n'osa pas assimiler ces filaments initiaux à des chondriocontes. Toutefois, il émet l'hypothèse que les chloroplastes pourraient résulter de la transformation directe des mitochondries.

L'année suivante un élève de Strasburger, Lewitsky

applique une méthode mitochondriale (méthode de Meves) à l'étude de la plantule d'Asperge ; il met en évidence des chondriocontes typiques, lesquels s'épaississent dans la jeune tige pour former progressivement des chloroplastes.

Presque en même temps, paraissent les premières notes de Guilliermond dans lesquelles ce savant, étudiant la plantule d'Orge au moyen d'une autre méthode mitochondriale (méthode de Regaud) arrive aux mêmes conclusions que Pensa et Lewitsky. Il démontre d'une manière plus précise que cela n'avait été fait jusqu'alors que ce sont les mitochondries (chondriocontes) des tissus indifférenciés de la plantule qui, tout en augmentant de taille, produisent les chloroplastes des organes verts. En même temps il démontre que, dans le tubercule de pomme de terre, les leucoplastes résultent d'une légère différenciation des mitochondries préexistantes, et il suit toutes les phases de la formation de l'amidon au sein des leucoplastes.

Malgré les protestations d'Arthur Meyer et de Lundgard, qui admettent que les mitochondries ne sont que des artifices de préparation résultant de la désorganisation des plastides sous l'influence des fixateurs, les faits vérifiant ces premiers résultats s'accumulèrent rapidement.

En 1912 Lewitsky décrit au sommet de la tige de l'*Elodea canadensis* la transformation des chondriocontes en chloroplastes. En même temps, il réussit à observer vitalement les mitochondries dans le bourgeon d'*Elodea* et fait une étude de l'action des fixateurs sur le chondriome, ce qui lui permet de constater que les mitochondries de la cellule végétale se comportent de la

même manière que celles de la cellule animale. Un semblable processus de transformation des chondriocontes en chloroplastes est observé par Forenbacher dans les bourgeons de *Tradescantia virginica*. Mais, dans cette même année 1912, c'est surtout Guilliermond qui découvre les faits probants. Il démontre l'origine mitochondriale des chloroplastes dans les plantules de Haricot, de Ricin, de Pois. Il décrit, dans les racines de diverses plantes, l'origine mitochondriales des leucoplastes, par accroissement de volume des chondriocontes (*Phajus*) ou même sans modifications préalables : dans ce dernier cas, le filament mitochondrial forme un ou plusieurs renflements dans lesquels se dépose de l'amidon, que l'on peut colorer par le réactif iodo-ioduré.

Orman décrit des mitochondries dans le sac embryonnaire des Liliacées.

A la fin de cette année 1912 paraissent simultanément deux travaux très importants de Pensa et de Guilliermond. Pensa développe ses résultats antérieurs par l'examen d'un grand nombre d'autres plantes. Il admet que les plastides dérivent d'une partie des mitochondries des cellules embryonnaires. Mais il constate que tous les éléments du chondriome ne subissent pas la transformation en plastides et que, dans les cellules adultes, il reste toujours un certain nombre de mitochondries indifférenciées. Il pense que ces dernières ont la même signification que celles qui se transforment en chloroplastes ; néanmoins il fait des réserves sur ce point.

Guilliermond consacre une longue étude à la même question, expose des résultats définitifs et en dégage une théorie. Il démontre, par des comparaisons, l'analogie complète qui existe entre les mitochondries de la cellule

animale et celles décrites récemment dans la cellule végétale. Il donne des preuves indiscutables de l'origine mitochondriale des plastides et est le premier à attribuer aux mitochondries, dans la cellule végétale, le rang d'organites morphologiques permanents. Il confirme, en l'élargissant, la théorie de Schimper et de Meyer et il considère que les plastides appartiennent aux mitochondries et que, par conséquent, ils ont un rôle beaucoup plus général que celui que leur ont attribué ces deux auteurs. Les mitochondries sont donc selon lui des organites communs à la cellule animale et à la cellule végétale et jouent un rôle dans l'élaboration de beaucoup de produits.

Ainsi, le rôle élaborateur du chondriome était définitivement établi dans la cellule végétale. Les images observées par Lewitsky, Forenbacher et surtout Guilliermond ne laissaient plus aucun doute. Dès lors on put établir une comparaison étroite entre les organites figurés du cytoplasme chez les Végétaux et chez les Animaux ; dans les deux règnes, le protoplasme renferme les organites à fonction élaboratrice, les mitochondries. Les plastides végétaux ne sont que des mitochondries différenciées. A côté de ces plastides, on trouve d'ailleurs toujours des mitochondries indifférenciées, même dans les tissus les plus spécialisés, comme nous avons vu plus haut que les cellules glandulaires en pleine activité renferment régulièrement quelques chondriocontes. Ceux-ci servent sans doute, dans un cas comme dans l'autre, à perpétuer le chondriome.

Dès lors, les recherches sur l'évolution des plastides et les mitochondries des Végétaux se multiplièrent rapidement. Les Phanérogames continuèrent à être étudiées

surtout par Guilliermond, qui décrivit en 1912 dans le sac embryonnaire et dans les grains de pollen, un chondriome formé de grains, de petits bâtonnets, ainsi que de chondriocontes : la proportion respective de chacun de ces éléments varie avec le degré d'évolution de l'organe reproducteur.

Orman décrit des mitochondries dans le sac embryonnaire des Liliacées.

On doit à Maximov (1913) une étude vitale sur les poils des cotylédons de Courge. L'auteur y distingue très nettement le chondriome et la transformation d'une partie de ses éléments en chloroplastes. Il observe en outre des granules brillants animés de mouvements très rapides, n'appartenant pas aux mitochondries, et dont il ignore la signification.

En 1913, Guilliermond crut devoir admettre l'origine mitochondriale de l'anthocyane et des composés incolores plus ou moins analogues, jouissant, comme elle, d'une ou de plusieurs fonctions phénoliques. Si l'on observe sur le vivant les dents d'un jeune foliole de Rosier, on aperçoit dans les cellules les plus jeunes des formations allongées d'allures typiquement mitochondriales et imprégnées de pigment rouge. Ces formations se dilatent, formant ainsi des vacuoles allongées qui s'anastomosent et se fusionnent dans une grosse vacuole pleine d'anthocyane. Ces résultats seront d'ailleurs confirmés un peu plus tard par Moreau et Mirande. Des faits analogues furent encore observés par Guilliermond, à l'aide des méthodes mitochondriales, dans la genèse des composés phénoliques incolores de la feuille de Noyer.

La question sortait à cette même époque du domaine des Phanérogames.

Les travaux de Guilliermond ont mis en évidence pour la première fois la présence d'un chondriome dans les Champignons ; ce chondriome, bien caractérisé, est constitué surtout par des chondriocontes ; il présente les mêmes caractères que celui de la cellule animale et de celle des Phanérogames. Guilliermond l'observe dans les représentants les plus divers des Champignons (*Pustularia vesiculosa*, *Penicillium glaucum*, *Endomyces*, Levures, Mucoracées, Péronosporacées). L'existence du chondriome est constatée peu de temps après par Rudolph, dans un *Achlya*, par Janssens, van de Putte et Helschmortel dans le *Pustularia vesiculosa* et les Levures, par Beauverie dans *Psalliota campestris*, par Beauverie, puis Mme Moreau, dans les Urédinées, par F. Moreau dans les Mucoracées et les Ustilaginées par Beszenoff dans les Ascomycètes, enfin par Lewitsky dans les Péronosporacées.

En suivant l'évolution du chondriome dans l'asque de *Pustularia vesiculosa*, Guilliermond a constaté, dans les régions où s'élaborent les corpuscules métachromatiques, que les chondriocontes forment sur leur trajet des vésicules semblables à celles que l'on observe lors de la formation de l'amidon dans les racines des Phanérogames. Or les corpuscules métachromatiques, que l'on peut teindre par le bleu de crésyl, sur les coupes fixées au moyen des méthodes mitochondriales, montrent parfois, à ce stade, une paroi colorée comme les mitochondries, ils ressemblent ainsi aux vésicules des chondriocontes ; Guilliermond est donc amené à penser que les corpuscules métachromatiques se forment dans les chondriocontes à l'état de vésicules qui émigrent ensuite dans les vacuoles, opinion confirmée un peu après par Beauverie

et par F. Moreau. Lewitzky constate de son côté que les « *gelbenkörper* » des Péronosporacées naissent par un procédé semblable.

Guilliermond n'a pu, par contre, déceler de mitochondries dans les Algues inférieures (Conjuguées, Desmidiacées). Il admet que le chromatophore différencié de ces Algues, auquel il reconnaît une structure fibrillaire, représente un chondriome condensé.

Rudolph (1912) émet l'hypothèse que les plastides seraient des organites indépendants des mitochondries avec lesquels ils n'auraient pas de rapports ; mais cet auteur n'apportant pas de faits positifs à l'appui de sa thèse, on ne retiendra de son travail que l'indication très sommaire qu'il donne de mitochondries évoluant à côté des chromatophores dans les Algues du genre *Vaucheria*. F. Moreau, puis Mangenot confirmeront ultérieurement ce fait.

Sapehin cherche à vérifier si l'opinion de Rudolph qui admet, ainsi que nous venons de le dire, que les mitochondries et les plastides sont deux systèmes d'organites indépendants, est exacte, ou si au contraire, la thèse soutenue par Lewitsky, Guilliermond, Forenbacher, concluant à l'origine mitochondriale des plastides, et par conséquent à l'assimilation des deux systèmes, doit prévaloir. Sapehin trouve que les cellules des Phanérogames, qui sont les objets d'études ordinairement employés, sont peu favorables à la solution de ce problème à cause de l'homogénéité apparente qu'y affectent les diverses organites du cytoplasme ; il s'adresse en conséquence à des groupes inférieurs de Végétaux : aux Ptéridophytes (*Lycopodium*, etc.) et aux Bryophytes (*Bryum*, *Polytrichum*, *Marchantia*, etc.). Nous examinerons plus

loin les résultats obtenus par Sapehin sur les Cryptogames vasculaires ; nous n'envisagerons ici que son étude sur les Mousses. L'auteur observe dans toutes les cellules de ces végétaux, y compris les cellules embryonnaires (spores, cellule apicale, anthéridies, archégones) plusieurs plastides bien différenciés (type polyplastique). A côté d'eux, il constate la présence de mitochondries en grains, courts bâtonnets ou filaments. Sapehin pense qu'il démontre ainsi très clairement l'individualité des plastides. Il aborde alors l'étude des Phanérogames, et y découvre bientôt de nouveaux faits en faveur de son hypothèse. Dans les cellules très jeunes d'*Elodea canadensis*, *Œnothera biennis*, *etc.*, il parvient à distinguer deux catégories d'éléments distincts par leur forme et par leur taille. Les uns, les plus petits, sont filamenteux et persistent sans changement pendant tout le cycle évolutif ; les autres, plus volumineux, sont arrondis, mais en voie de multiplication active et ils prennent, en se divisant, des formes d'haltères allongées qui peuvent les faire confondre avec les chondriocontes. Ces éléments grossissent peu à peu et donnent les plastides des cellules adultes. Sapehin ne se prononce pas sur la signification des mitochondries.

Scherrer, la même année, étudie le chondriome et les plastes des Hépatiques du genre *Anthoceros* Il conclut, lui aussi, à l'individualité des plastides. Elle est très nette chez les *Anthoceros*, plantes où la chlorophylle persiste pendant tout le développement : il existe ici un chloroplaste unique, en forme de croissant, que l'on retrouve avec tous ses caractères dans la cellule apicale du thalle, dans l'oosphère et dans les spores. Au cours de la spermatogenèse, ce plaste unique ou chromatophore,

disparaît et on ne le trouve plus dans l'anthérozoïde mûr. Il est transmis par la cellule femelle à la génération suivante. Scherrer admet que cette distinction entre les plastides et le chondriome s'applique à l'ensemble du règne végétal et l'hypothèse à laquelle il se rallie est celle de Sapehin. Cependant, il pense que les mitochondries ne sont pas des organites constants et il suppose qu'elles pourraient être simplement des produits de nutrition.

Ainsi donc, l'interprétation donnée par Lewitsky, Forenbacher, Guilliermond des images cytologiques des jeunes plastes se trouve contredite par Rudolph, Sapehin, Scherrer. Tandis que les premiers considèrent les plastides comme des mitochondries différenciées, ces derniers admettent que les plastes et les mitochondries sont des organites distincts, formant deux systèmes bien différents et à évolution parallèle qui ne se ressemblent que dans les cellules embryonnaires des Phanérogames. Mais tous ces savants admettent l'existence des mitochondries comme incontestable.

Cependant Löwschin (1913) soutient, comme précédemment Lundegard, que les mitochondries sont des artéfacts. Pour Löwschin, les éléments du chondriome ne sont que des figures myéliniques.

Guilliermond (1913-1920) répond irréfutablement à ces attaques contre la réalité des mitochondries en observant le chondriome sur la cellule encore vivante. L'épiderme de l'*Iris germanica* est très favorable à ce point de vue. Puis, dans une série de recherches extrêmement importantes, échelonnées de 1914 à 1919, Guilliermond multiplie ses observations vitales et en tire de nombreuses conclusions. Les cellules des feuilles et des fleurs

des Monocotylédones sont en général toutes très favorables à l'examen sur le vivant. Les mitochondries apparaissent avec une grande netteté, sur le fond homogène et hyalin du cytoplasme comme des bâtonnets et des grains moyennement réfringents. Ces images sont absolument superposables à celles que l'on observe, après coloration, sur les coupes d'objets fixés par les méthodes mitochondriales, ce qui prouve la fidélité de ces méthodes et la bonne conservation qu'elles donnent du chondriome. Guilliermond décrit en outre de petits granules se distinguant des mitochondries par leur réfringence beaucoup plus accusée et leurs mouvements rapides. Ces granulations brunissent par l'acide osmique et représentent probablement les granulations graisseuses déjà signalées par Maximov.

Les mitochondries sont des organites extrêmement fragiles, très sensibles aux moindres variations osmotiques : pour les examiner avec succès, les fragments d'épiderme doivent être placés dans une solution rigoureusement isotonique : les solutions hypotoniques transforment instantanément les éléments mitochondriaux en grosses vésicules à contenu liquide, comme l'ont déjà constaté dans la cellule animale Fauré-Frémiet et R. et H. Lewis. Profitant de ces exemples favorables, Guilliermond étudia méthodiquement l'action sur les éléments du cytoplasme des divers fixateurs employés en technique histologique. Il démontra ainsi que les liquides renfermant de l'alcool ou de l'acide acétique détruisent instantanément le chondriome. Au contraire le formol, les mélanges chromo-osmique, bichromate-formol, les vapeurs d'acide osmique le fixent exactement dans ses formes.

Les mitochondries de la cellule végétale se comportent

donc au point de vue de la fixation, exactement comme celles de la cellule animale. Guilliermond constate en outre que les mitochondries végétales, comme les mitochondries animales, ne se colorent vitalement qu'avec de grandes difficultés ; il n'a obtenu de coloration que très rarement, et seulement par le violet Dahlia.

Guilliermond put aussi observer sur le vivant, toujours dans ces diverses cellules des Monocotylédones, la formation de l'amidon et des pigments par les mitochondries. Ce savant a suivi toutes les phases de l'élaboration, par des chondriocontes, à côté desquels persistent des mitochondries inactives, des pigments carotiniens (fruits d'*Arum*, d'*Asparagus*) et xanthophylliens (fleurs de Tulipe...) ; la substance colorante se dépose sur la mitochondrie, plus ou moins transformée, presque toujours après une production d'amidon transitoire.

F. Moreau (1916) a de même observé sur le vivant la formation des pigments rouges de l'arille de *Taxus baccata* et du fruit de *Lycium barbarum*. Ces études ne laissent plus aucun doute sur la réalité du chondriome.

Dop (1914) voit apparaître à un certain stade, dans les suçoirs micropylaires de *Veronica*, des mitochondries ; celles-ci donneraient naissance, en se transformant, aux tractus cellulosiques qui cloisonnent ces suçoirs.

Wóycicki, (1911, 1912 1916, 1917), observe le chondriome des grains de pollen des Malvacées ; il ne constate pas la formation de l'amidon aux dépens de mitochondries, et il admet que ces corps naissent directement dans le cytoplasme.

Les mitochondries, aux premiers stades du développement du pollen, seraient invisibles (*forme amicronique*).

Elles apparaissent ensuite par suite de l'afflux des matières nutritives.

En 1915, Wagner observe au contraire dans le développement des grains de pollen de *Veratrum album*, la formation de grains d'amidon aux dépens d'amyloplastes résultant de la différenciation de mitochondries.

En 1916 Arthur Meyer reprit cependant ses critiques sur l'existence des mitochondries. Pour cet auteur, les formations filamenteuses décrites dans le cytoplasme des cellules embryonnaires sont surtout des formes jeunes de plastides et des vacuoles. En dehors de ces jeunes plastes et des vacuoles, tout ce que l'on a décrit sous le nom de mitochondries ne représente que des substances de réserve que l'auteur appelle *allinantes* parce qu'elles seraient constituées de ferro-nucléines appartenant au groupe des *allines*. Cette nouvelle théorie a été combattue avec succès par Meves puis par Guilliermond.

Meves (1917) publie un important travail sur le chondriome de la cellule végétale. Il observe, dans les cellules du méristème des racines aériennes de *Chlorophytum Sternbergianum*, un chondriome surtout filamenteux, très semblable à celui de la cellule animale ; il montre que la plus grande partie des éléments de ce chondriome, forme, dans les cellules périphériques (écorce), des chloroplastes, et, dans les cellules profondes (plérome), des grains d'amidon, selon le processus décrit par Guilliermond. Dans le bourgeon de *Tradescantia albiflora* il observe un chondriome analogue, mais dont *tous* les éléments se transforment en chloroplastes au cours de la différenciation des tissus ; ici, les cellules adultes des feuilles ne renferment que des plastides chlorophylliens et il n'y subsiste plus de mitochondries indif-

férenciées ; pour Meves, les éléments qui, dans ce cas et dans les cas semblables, ont été décrits comme mitochondries dans les cellules adultes (Zimmermann[1], Guilliermond), sont en réalité tout autre chose : ce sont sans doute les petits éléments granuleux, beaucoup moins chromophiles que les mitochondries et leurs dérivés, que l'auteur a mis en évidence, et qu'il considère comme des « grains de métaplasme ». — Dans d'autres éléments cellulaires (poils de la racine d'*Hydrocharis morsus-Ranæ*, par exemple) Meves a décelé un chondriome très semblable à celui de la cellule animale.

La même année, dans un autre travail, le savant allemand, se basant sur les observations précédentes, proteste contre l'opinion d'A. Meyer et s'attache à démontrer que le chondriome de la cellule végétale présente, dans tous les cas, les mêmes caractères que celui de la cellule animale ; il s'exprime, à nouveau, et d'une façon formelle, en faveur de l'origine mitochondriale des plastides.

La même année, Cowdry (1917), dans un important travail, fit une étude comparée des mitochondries animales et des mitochondries végétales. Par des rapprochement extrêmements précis entre les caractères physiques, chimiques, physiologiques et morphologiques de ces formations dans les deux règnes, il démontra l'identité du chondriome des animaux et de celui des végètaux. En effet, tous ses caractères : disparition des mitochondries vers 45 à 50°, réactions vis-à-vis des fixateurs et des colorants vitaux, rôle élaborateur, formes allongées ou granuleuses, sont les mêmes, que l'on étudie la cellule ani-

1. Zimmermann avait décrit (1890), dans les cellules adultes de *Tradescantia*, des granules, qu'il considère comme représentant probablement les « granula » d'Altmann.

male ou la cellule végétale. L'auteur observe en même temps la formation des amyloplastides aux dépens des mitochondries.

Il décrit un peu plus tard (1918) un chondriome typique chez les Myxomycètes.

Alvarado, de l'Ecole de Ramon y Cajal, a réussi l'imprégnation des mitochondries par une méthode spéciale (au tannin argentique). Il décrit la formation des chloroplastes aux dépens des mitochondries selon, le schéma classique.

En 1918, parurent deux notes de Mirande sur la cytologie des Characées ; elles nous firent connaître l'existence, chez ces Algues, d'un chondriome typique, lequel donne naissance, dans les méristèmes, aux chloroplastes. Pendant la maturation de l'oogone, les mitochondries élaborent de la graisse et de gros grains d'amidon.

Löwschin avait repris en 1914 l'étude de la formation de l'anthocyane dans les folioles de Rosier. Il confirme les faits observés par Guilliermond, mais émet l'idée que les figures mitochondriales correspondraient simplement à une forme spéciale qui prendrait l'anthocyane au moment de sa naissance ; elles ne seraient pas des mitochondries. Pensa (1917), dans un important travail, reprend cette idée et pense que les formes mitochondriales observées par Guilliermond dans les folioles de Rosier, et dont il donne de nouveaux exemples, ne sont peut-être pas des mitochondries ; elles ne se conservent et ne se colorent en effet ordinairement pas par les techniques mitochondriales et n'ont que la forme des mitochondries. Elles peuvent donc simplement représenter divers aspects de l'anthocyane dans le cytoplasme au moment de sa

naissance, sous la dépendance des conditions physiques de la cellule.

En 1918, Meves fait connaître la transformation des mitochondries (chondriocontes) en sphérules albuminoïdes au cours de la différenciation des tubes criblés, chez *Chlorophytum Sternbergianum*. Ces globules protéiques des éléments conducteurs libériens, surtout fréquents chez les Monocotylédones, avaient déjà été observés précédemment par divers botanistes qui en ignoraient d'ailleurs l'origine.

Presque en même temps, Meves donne une étude sur la structure des anthérozoïdes de *Fucus* et de *Chara*. Dans les anthérozoïdes de *Fucus*, dont le corps lui paraît en grande partie constitué de substance nucléaire, il décrit un « nebenkern » d'origine mitochondriale ; dans les anthérozoïdes de *Chara*, il observe, à la partie moyenne du noyau spiralé, une striation transversale, produite par des arceaux de nature mitochondriale.

La même année, Mottier publia ses recherches sur les mitochondries des divers végétaux vasculaires. Nous reviendrons plus en détail sur cette étude. Disons seulement ici que l'auteur conclut à l'individualité des plastides qu'il sépare complètement du chondriome. Sa théorie se rapproche donc de celle de Rudolph, Sapehin et Scherrer. Mais Mottier insiste sur ce fait que les amyloplastes conservent très souvent la forme de chondriocontes typiques dans les cellules adultes et que cette forme ne saurait être attribuée à des stades de division des plastides, comme le font Sapehin et Scherrer. Mottier admet donc que, dans la cellule des Phanérogames, il existe deux catégories d'organites capables de se diviser et jouant, l'un et l'autre, un rôle dans l'hérédité : ces deux

catégories d'organites évoluent séparément L'une correspond aux plastides ; ses éléments prennent, au cours du développement, des formes beaucoup plus grosses que ceux de l'autre catégorie, auxquels Mottier réserve le nom de mitochondries et qu'il s'assimile seul aux mitochondries animales. Dans les cellules jeunes, les plastides ont exactement les mêmes formes que les mitochondries et ne s'en distinguent que par des dimensions un peu plus élevées. L'auteur les désigne sous le nom de *primordia des plastides*. Au contraire dans les Muscinées, les primordia des plastides se distinguent toujours beaucoup plus nettement des mitochondries.

On voit que Mottier soutient, en somme, une théorie exactement contraire à celle de Meves. Les formations que l'histologiste allemand décrit comme mitochondries sont considérées par le cytologiste américain comme « primordia des plastides », c'est-à-dire comme des organites spéciaux à la cellule végétale, absolument distinctes des mitochondries. Les corps que Mottier admet comme représentant le chondriome, Meves au contraire, les prend pour des « grains de métaplasme », très différents des mitochondries.

La thèse de l'individualité des plastides opposée à celle de leur origine mitochondriale reçoit donc ici de Mottier sa forme définitive.

Guilliermond la combattit aussitôt (1918-19). Il fait ressortir que cette théorie cadre bien mal avec les résultats obtenus en cytologie animale. Il rappelle comment Cowdry a pu assimiler, sans réserve, les mitochondries des animaux avec celles des végétaux, montrant que tous les éléments filamenteux et granuleux des méristèmes ont un ensemble de réactions qui sont les mêmes que celles

des éléments de mêmes formes d'une cellule animale. Impossible donc d'établir, comme le fait Mottier, les différences dans ce tout homogène qu'est le chondriome d'une cellule embryonnaire.

Quant au cas, évidemment indiscutable, de l'évolution autonome des plastes chez les Muscinées (*Anthoceros*), Guilliermond l'explique en admettant que la permanence du pigment chlorophyllien a déterminé, chez ces végétaux, la persistance, à l'état différencié, de certaines mitochondries.

Tout récemment, Mangenot (1920) a étudié l'évolution des plastides dans des groupes divers d'Algues supérieures. Il ressort, de ses recherches sur les Floridées, que les processus sont les mêmes ici que chez les Végétaux supérieurs : dans les cellules reproductrices femelles, on observe un chondriome d'aspect homogène, dont les éléments se différencient en rhodoplastes dans les carpospores. Chez les Fucacées, où le pigment chlorophyllien persiste à tous les stades de l'évolution, il y a une distinction très nette et permanente entre les phæoplastes de forme allongée en fuseau et de dimensions variables, assez petits dans les organes reproducteurs, et les mitochondries qui sont du type granuleux. Chez les Siphonées (*Vaucheria*), les chloroplastes sont hautement différenciés dans tout le thalle ; ils sont accompagnés de mitochondries granuleuses et en courts bâtonnets. Récemment Guilliermond a pu observer, sur le vivant, les mitochondries chez les Spirogyres. Ces Algues rentrent donc dans le cas général. Ces résultats et ceux obtenus par Mangenot confirment que, chez les Végétaux inférieurs où la chlorophylle persiste à tous les stades du développement, les plastes diffé-

renciés en vue de la fonction assimilatrice persistent eux aussi.

De son côté, Emberger (1920) constate que dans les Cryptogames vasculaires, les plastides conservent leur individualité au cours du développement et coexistent avec des mitochondries ne jouant aucun rôle dans la photosyntèse.

Guilliermond vient de reprendre très attentivement l'étude des cellules embryonnaires chez les Phanérogames. Il ne peut établir aucune distinction morphologique entre les diverses mitochondries. Il fait pourtant une importante observation : il remarque, en examinant de très près l'évolution des plastides dans les racines, que ceux-ci, après avoir élaboré de l'amidon, ne sont pas épuisés, ils sont au contraire capables de se régénérer et de reprendre la forme mitochondriale. Ce fait, joint à ceux mis en évidence par Sapehin, Scherrer, Mangenot et disons-le tout de suite, par nous, comme nous espérons le montrer dans ce travail, modifia quelque peu les idées de Guilliermond. Cet auteur formule une théorie nouvelle pour expliquer l'ensemble des faits résultant de l'étude du chondriome dans la cellule végétale. Il fait remarquer que la théorie de Mottier repose sur une connaissance imparfaite de la cellule animale. En effet, Mottier ne dit pas pourquoi il réserve le terme de mitochondries aux éléments qui ne jouent pas de rôle dans la formation des plastides, plutôt qu'aux plastides eux-mêmes, car, dans la plupart de ses figures, les plastides ressemblent beaucoup plus aux mitochondries de la cellule animale, que celles auxquelles il réserve ce nom. Il n'y a pas de critérium qui permette de séparer les plastides des mitochondries ; il est d'ailleurs difficile de considérer les mitochon-

dries animales, auxquelles on attribue un rôle élaborateur et qui, d'après beaucoup d'auteurs, servent de substratum aux pigments, comme essentiellement différentes des plastides des végétaux chlorophylliens. Aussi Guilliermond admet qu'il existe, dans ces Végétaux, deux variétés distinctes de mitochondries, conservant leur individualité au cours du développement. Ces deux variétés ont les mêmes caractères physiques, et se comportent identiquement vis-à-vis des réactifs chimiques, c'est-à-dire vis-à-vis des liquides fixateurs. D'ailleurs les plastides. exception faite pour les chloroplastides, conservent les formes caractéristiques des mitochondries, même dans les cellules adultes. Ainsi envisagés, ils ne sont donc pas le résultat de la différenciation de mitochondries quelconques ; ce sont en réalité des mitochondries, souvent à peine modifiées, d'une variété spéciale. Guilliermond est ainsi amené à penser que les cellules des végétaux chlorophylliens se distinguent de toutes les autres cellules par l'existence de deux variétés de mitochondries dont l'une est affectée à l'assimilation chlorophyllienne. Cette dualité des mitochondries est la condition même de la photosynthèse qui sépare les végétaux verts des autres êtres vivants.

Cette conception a été beaucoup précisée récemment par son auteur, qui a comparé le chondriome d'un champignon (*Saprolegnia*), homologue de celui de la cellule animale, à celui des cellules épidermiques des pétales de Tulipe. Dans *Saprolegnia*, le chondriome, visible sur le vivant, présente les mêmes caractères que dans les cellules de Tulipe, et se montre formé de filaments et de bàtonnets. Dans la Tulipe, il est constitué par des chondriocontes tout à fait semblables à ceux des *Saprolegnia*

et par des mitochondries granuleuses et en courts bâtonnets. Mais ici, les chondriocontes représentent les plastides, ce sont eux qui, dans les variétés jaunes, élaborent le pigment xanthophyllien. Les mitochondries de *Saprolegnia* et les deux variétés mitochondriales de Tulipe, présentent les mêmes caractères physiques et histo-chimiques.

Kozlowski (1919) étudie la formation des plastides chez divers Végétaux (racines d'*Iris; Vallisneria*, *Mnium*, *Nitella*, etc.) ; il conclut que les plastides ne naissent que par néoformation aux dépens de gouttelettes isolées (de chlorophylle, de carotine, etc.), ressemblant à des mitochondries, qui confluent ensemble pour former des « conglomérats » ou plastides.

Il ne nous reste plus maintenant qu'à examiner la théorie récemment exposée par Dangeard. C'est une théorie basée sur des observations presque exclusivement vitales. Elle est assez spéciale et ne ressemble à aucune de celles que nous avons examinées jusqu'ici, sauf, peut-être dans une certaine mesure, à celle d'Arthur Meyer. Comme ce botaniste, Dangeard n'admet, en fait d'organites permanents et fondamentaux du cytoplasme, que les plastides. Pour lui, comme pour Meyer, les mitochondries n'existent pas en tant qu'organites spéciaux; mais, tandis que Meyer considère les mitochondries comme des produits de réserve, Dangeard professe que le chondriome des auteurs représente plusieurs systèmes qui n'ont entre eux aucun caractère commun.

Il y a d'abord les formations granuleuses, les mitochondries granuleuses : ce seraient des grains très particuliers, constants, que l'auteur appelle *microsomes*. Ces *microsomes* sont de fort petits globules, très visibles sur

le vivant, grâce à leur réfringence, doués de mouvements rapides, et brunissant par l'acide osmique. Ils sont probablement de nature graisseuse. Leur ensemble constitue ce que Dangeard appelle le *sphérome* de la cellule. Les formations filamenteuses seraient plus complexes : les unes sont évidemment les formes juvéniles des plastides, inconnues jusqu'ici. D'autres ne seraient que les fibrilles du protoplasme fondamental. Mais ce que presque tous les cytologistes ont décrit comme chondriocontes serait simplement de très jeunes vacuoles.

Il convient d'expliquer cette dernière affirmation. Dangeard, en colorant vitalement (bleu de crésyl) des filaments de Champignons, fut amené à formuler sur la genèse des corpucules métachromatiques, des conclusions différentes de celles de Guilliermond. Il remarque en effet que les corpuscules métachromatiques, ne s'aperçoivent sur le vivant qu'assez rarement et que leur nombre est toujours en quantité très inférieure à celui que l'on observe en coloration vitale, de même que sur les préparations fixées et colorées.

Il s'ensuit donc que les corpuscules métachromatiques sont en grande partie des produits artificiels, provenant de la condensation sous l'influence des fixateurs ou des colorants vitaux, d'une substance se trouvant normalement à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles. Ce résultat ne permet donc pas, selon Dangeard, d'attribuer une origine mitochondriale aux corpuscules métachromatiques. Effectivement, Dangeard remarque que, dans les éléments mycéliens très jeunes, les vacuoles sont très petites, de formes globuleuses ou allongées, et renferment toujours de la métachromatine. Il conclut que ce sont ces très jeunes vacuoles dont le faible con-

tenu est précipité dans sa forme par les agents fixateurs, puis coloré par diverses teintures, qui ont été décrites comme mitochondries granuleuses ou chondriocontes des Champignons.

Dangeard aborda aussitôt l'étude des Phanérogames. Il réussit à colorer par le bleu de crésyl, dans un certain nombre de fleurs (*Geranium*), et dans d'autres objets (feuilles et racines) des formations filamenteuses ayant absolument l'allure des chondriocontes. Ce sont des images analogues qu'a observées Guilliermond dans les jeunes folioles de Rosier. L'auteur considère ces filaments comme de très jeunes vacuoles, car, dans les cellules plus âgées, ils s'anastomosent et se fusionnent très rapidement en une grosse vacuole typique. Le liquide qui remplit ce système vacuolaire ne serait autre chose que de la métachromatine, précipitable par les agents fixateurs, sous forme de grains ou de filaments. Ainsi s'expliquent, pour Dangeard, les conclusions fautives des savants qui décrivirent le chondriome dans la cellule végétale. L'auteur admet encore que ces éléments de nature vacuolaire représentent les mitochondries de la cellule animale, les plastides étant des organites particuliers aux Végétaux.

Dangeard sépare donc les plastides, organites spéciaux des Végétaux chlorophylliens, des formes initiales des vacuoles, remplies de métachromatine ; et il considère celles-ci comme correspondant au chondriome des Champignons et des Animaux, ainsi que les *microsomes*, et aussi, dans certains cas, des fibrilles protoplasmiques. Il groupe les plastides sous le nom de *plastidome*, et donne à l'ensemble des vacuoles, le nom de *vacuome* ou *système vacuolaire*. Il désigne sous le nom de *métachromes*,

les jeunes vacuoles, et réserve le nom de *mitoplastes*, aux jeunes formes filamenteuses des plastides.

Dangeard tire de ces observations une hypothèse générale sur le rôle des vacuoles : celles-ci renfermeraient toujours de la métachromatine, substance qui aurait à la fois le rôle d'*osmotine* et d'*électivine*, et l'anthocyane se fixerait sur cette métachromatine comme le font les colorants vitaux. On voit donc que Dangeard substitue à la théorie du chondriome, agent de la fonction éclectique des cellules (théorie de Regaud) la théorie du vacuome. agent de cette même fixation.

Mascré, 1919, dans l'étude des cellules nourricières du grain de pollen de diverses plantes, semble adopter en partie les vues de Dangeard.

La thèse de Dangeard est vivement combattue par Guilliermond. Ce savant a montré tout d'abord, que les *microsomes* n'ont jamais été confondus avec les mitochondries et se distinguent, sur le vivant, par leur vive réfringence et leurs mouvements plus rapides. Ils ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales. En reprenant les études de Dangeard sur les Champignons, le même auteur a constaté que le chondriome est nettement distinct du système vacuolaire et de la métachromatine. contenue dans les vacuoles. Ce sont les fixateurs qui détruisent les mitochondries qui conservent le mieux la métachromatine, et d'autre part, la métachromatine ne se colore pas par les méthodes mitochondriales, lesquelles laissent le système vacuolaire absolument incolore. En reprenant l'étude vitale du système vacuolaire. Guilliermond a constaté que, dans certains Champignons. les jeunes vacuoles présentent des formes de filaments. ou de réseaux, qui rappellent vaguement les mitochon-

dries, mais qui se distinguent de celles-ci parce qu'elles se colorent sans difficultés, sur le vivant, tandis que les mitochondries ne se colorent que très difficilement dans ces conditions et par des teintures très spéciales, ce qui avait déjà été constaté pour la cellule animale. Guilliermond a cependant vérifié certains résultats de Dangeard, en ce sens qu'il reconnaît que la métachromatine est à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles, mais il a pu réaliser, pour certains Champignons, une double coloration vitale, du système vacuolaire et du chondriome en employant à la fois le rouge neutre et le violet Dahlia. Cette méthode lui a permis de constater que le chondriome et le système vacuolaire sont absolument indépendants l'un de l'autre, et l'a conduit à abandonner ses conceptions antérieures sur l'origine des corpuscules métachromatiques, conceptions qui reposaient sur l'interprétation exclusive de préparations fixées par les méthodes mitochondriales.

Dans les Phanérogames, Guilliermond a constaté que les vacuoles présentent, dans les cellules jeunes, des formes qui rappellent absolument des mitochondries et qui renferment, en solution très concentrée, une substance douée d'un pouvoir électif pour les colorants vitaux. Ces vacuoles ont la forme de filaments semblables à des chondriocontes, lesquels peuvent s'anastomoser en réseaux, puis se gonfler et se dissocier en petites vacuoles, qui grossissent peu à peu, en même temps que leur contenu se colore de plus en plus faiblement. Cette substance ne possède aucun caractère qui permette de la rapprocher de la métachromatine des Champignons, mais l'auteur n'a pu toujours préciser sa nature. Dans beaucoup de cas cependant, il s'agit d'un

composé phénolique, susceptible parfois de se transformer en anthocyane. Dans d'autres cas, les vacuoles contiennent, dès le début, des pigments anthocyaniques ; ces jeunes vacuoles sont généralement mal conservées par les méthodes mitochondriales et leur contenu ne se colore qu'exceptionnellement. Quand il se colore, il apparaît, au milieu de la vacuole, sous forme d'un filament, résultant de la contraction du contenu par la fixation ; cette position intra-vacuolaire permet de le distinguer des mitochondries. Étant donné que ces formations se colorent vitalement, mais non par les méthodes mitochondriales, Guilliermond les sépare des mitochondries et pense que leurs formes pseudo-mitochondriales sont dues à des conditions physiques, lesquelles agiraient également sur la forme des mitochondries. Il renonce donc à sa première opinion sur l'origine mitochondriale de l'anthocyane et admet que le mode de formation de l'anthocyane, n'est qu'un cas particulier de ce processus général de l'évolution des vacuoles, que Dangeard, a eu le mérite de faire connaître pour la première fois. Il rapproche ces formes pseudo-mitochondriales des formations énigmatiques connues dans la cellule animale sous le nom d'appareil réticulaire de Golgi et surtout des canalicules de Holmgren [1].

Quant aux plastides et à l'autre variété de mitochondries qui coexiste toujours avec eux dans les Végétaux chlorophylliens, ils correspondent au chondriome de la cellule animale. Alvarado, en 1918, se rattache à l'opinion de Guilliermond et montre que le système vacuolaire de

1. Il est bon de rappeler que l'appareil réticulaire de Golgi présente quelques relations de formes avec les mitochondries et a été rattaché au chondriome par Meves. Mais il a été reconnu depuis qu'il en était distinct.

Dangeard ne se colore pas par les méthodes mitochondriales.

En résumé, on voit qu'il y a quatre théories en présence.

1° *La théorie de Pensa, Lewitzky, Forenbacher, Meves, Wagner, Mirande, Cowdry, Alvarado, soutenue par Guilliermond dans ses premières recherches.* — Cette théorie consiste à admettre que les plastides sont des mitochondries spécialisées provenant des mitochondries indifférenciées des cellules embryonnaires.

2° *La théorie de Rudolph, Sapehin, Scherrer et Mottier.* — Ces auteurs admettent que les mitochondries et les plastides sont des organites différents évoluant parallèlement et conservant leur individualité au cours du développement, mais difficiles à séparer dans les stades jeunes, parce qu'ils ont des formes semblables.

3° *La théorie de Dangeard.* — Elle considère également les plastides comme des organites spéciaux aux Végétaux chlorophylliens, mais elle admet en outre que l'on a confondu sous le nom de chondriome, dans la cellule végétale, plusieurs systèmes d'organites, de nature et d'origine différentes, qui se colorent de la même manière par la méthode de Regaud : les plastides, les jeunes vacuoles remplies de métachromatine, les microsomes, et même les fibrilles du cytoplasme. Ce seraient les microsomes, les fibrilles du cytoplasme, et surtout les jeunes formes du système vacuolaire, qui correspondraient au chondriome de la cellule animale.

4° *La théorie actuelle de Guilliermond.* — Elle admet que les plastides sont des mitochondries, mais qu'il existe dans la cellule des Végétaux verts, un chondriome cons-

	THÉORIE DE PENSA, LEWITSKY, FORENBACHER, MAXIMOW, WAGNER, MEVES, ALVARADO soutenue par Guilliermond (1911-19).	THÉORIE DE RUDOLP SAPEHIN, SCHERHER ET MOTTIER
Chondriome des Animaux et des Champignons. =	Chondriome semblable dont une partie des éléments se différencient pendant la différenciation cellulaire en 1° *Plastides* (mitochondries spécialisées dans la photosynthèse). 2° Mitochondries de rôle inconnu — d'après les derniers travaux de Meves, beaucoup de ces prétendues mitochondries ne seraient que des grains de nature métaplasmatique.	Représenté seulement par des mito chondries de rôl inconnu.
		Plastides = forma tions spéciales au Végétaux chloro phylliens et n'ap partenant pas au chondriome.

THÉORIE DE DANGEARD	THÉORIE DE GUILLIERMOND
gènes se décomposant en : 1° *Vacuome ou appareil vacuolaire* (rempli de métachromatine). 2° *Sphérome*, ou ensemble des microsomes (granules graisseux ou lipoïdes). 3° *Fibrilles cytoplasmiques.*	Le chondriome est représenté par 2 variétés distinctes de mitochondries offrant les mêmes caractères histochimiques et ne différant que par leur fonction. 1° *Plastides* (mitochondries affectées à la photosynthèse). 2° *Variété de mitochondries* de rôle non connu (non observées par Dangeard et confondues par cet auteur avec les microsomes).
'lastidome ou ensemble des plastides = formations spéciales aux Végétaux chlorophylliens et n'appartenant pas au chondriome.	
	Appareil vacuolaire (rempli de substances les plus diverses) et offrant souvent dans ses stades initiaux des formes pseudomichondriales (correspondant probablement aux canalicules de Holmgren et peut-être aussi en partie à l'appareil de Golgi, de la cellule animale), = vacuome de Dangeard. *Granules graisseux ou lipoïdes* = sphérome de Dangeard. Formations non colorables électivement par les techniques mitochondriales, n'offrant pas les caractères microchimiques des mitochondries et ne correspondant pas au chondriome de la cellule animale.

titué par deux variétés de mitochondries de mêmes formes, se distinguant seulement par leurs fonctions physiologiques, évoluant séparément et conservant leur individualité au cours du développement : l'une correspond aux plastides, l'autre a une signification encore inconnue. Le système vacuolaire présente bien, d'après l'auteur, dans les stades jeunes, des formes pseudo-mitochondriales ; mais ce ne sont pas en réalité des mitochondries, parce qu'elles n'en ont pas les caractères microchimiques, et ne se colorent ordinairement pas par les méthodes mitochondriales. Quant aux microsomes, ce sont des globules graisseux, ne se colorant pas par les méthodes mitochondriales, et n'ayant jamais été confondus avec les mitochondries.

Le tableau précédent (pages 40-41) concrétise ces quatre théories.

Nous nous prononcerons à la suite de nos recherches, en faveur de celle de ces quatre théories qui nous paraîtra le mieux s'accorder avec les faits[1].

1. Récemment, un certain nombre d'auteurs, en particulier, Galippe, Eriksson, et surtout Portier, sont, au cours de leurs études, arrivés à conclure que les mitochondries étaient des bactéries symbiotes. Selon Portier, ce seraient des bactéries semblables aux symbiotes des Légumineuses, qui seraient présents dans toutes cellules et joueraient un rôle indispensable dans l'assimilation. Les arguments sur lesquels reposent cette théorie : analogies dans les formes, la colorabilité, et aussi les possibilités de culture sont tout à fait insuffisants, ces analogies n'étant, d'une part, pas caractéristiques, et d'autre part incompatibles avec les propriétés physico-chimiques des mitochondries ; or celles-ci, seules, pourraient justifier un rapprochement. Cette théorie a été combattue par Regaud, Guilliermond, A. Lumière et Laguesse ; elle est déjà abandonnée.

Une autre théorie, bien antérieure à celle de Portier, avait été admise par divers auteurs (Goldsmith). Cette théorie admettait que les mitochondries étaient des corpuscules chromatiques (chromidies) émanés du noyau. Von Derschau, 1913, s'est rattaché à cette théorie et admet que les plastides se différencient à partir des chromidies. Cette théorie est complètement abandonnée aujourd'hui.

II. — HISTORIQUE DE LA QUESTION DU CHONDRIOME ET DE L'ORIGINE DES PLASTIDES CHEZ LES PTERIDOPHYTES

Nous avons vu, qu'à la suite de ses travaux, Schimper avait cru pouvoir admettre la persistance des plastes pendant tout le cycle évolutif de la plante, mais qu'il n'était pas parvenu à observer d'une manière précise la destinée de ces organites dans les méristèmes, et que, par conséquent, son opinion restait hypothétique. Schimper admet naturellement la même théorie pour les Cryptogames vasculaires. Cependant, cet auteur dit n'avoir rencontré que rarement des chloroplastes dans les points végétatifs. Parmi les rares exemples parlant en faveur de sa théorie, il cite la cellule apicale de la racine d'*Azolla caroliniana*, où les chloroplastes seraient petits, mais nettement visibles. D'après Schimper, l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes, serait identique, quant aux points principaux, à celle décrite chez beaucoup de Phanérogames. L'auteur a observé, chez les Cryptogames, des chloroplastes, des leucoplastes et des chromoplastes ; ces derniers n'existeraient, d'après Schimper, que dans la tige fertile d'*Equisetum arvense;* ils donnent à cet organe la couleur rouge. A l'exception des plastides d'*Azolla*, Schimper n'a trouvé dans les cellules apicales que des leucoplastes. Les spores contiendraient quelquefois de la chlorophylle, sous forme de grains ou de masse diffuse (*Equisetum*, *Osmunda*, Hyménophyllacées) ; mais le plus souvent, on n'y trouve que de très petits leucoplastes, de même dans les cellules mères d'anthérozoïdes, et les oosphères que Schimper a eu l'occasion d'étudier.

Après les travaux de Schimper, les cytologistes ne

s'occupèrent plus de la question des plastides chez les Cryptogames vaculaires. Ce n'est qu'en 1912 que Pensa reprit accessoirement le sujet pour généraliser sa théorie de la formation des chloroplastes chez les Végétaux. Pensa s'est borné à l'étude de la jeune feuille de deux espèces de Fougères (*Aspidium filix-mas* et *Scolopendrium*) traitées par la méthode à l'argent réduit. Cet auteur a constaté, dans les cellules de l'épiderme et dans le parenchyme foliaire, des chloroplastes bien constitués, de forme arrondie ou lenticulaire et élaborant des grains d'amidon composés. Les plastes qui se trouvent près des faisceaux vasculaires sont beaucoup plus petits. Dans ces faisceaux, Pensa décrit des éléments très allongés et flexueux, groupés en fuseaux, tout à fait semblables aux mitochondries de la cellule animale. Au fur et à mesure que, dans l'observation des coupes, l'on se déplace du centre à la périphérie, on peut constater que ces filaments deviennent vésiculeux sur leur trajet. Ces vésicules se détachent enfin et évoluent séparément en chloroplastes. Dans les faisceaux de la tige de *Scolopendrium*, Pensa met aussi en évidence de longs chondriocontes flexueux.

En appliquant à ces objets d'étude les méthodes de Meves et de Regaud, Pensa obtint des résultats semblables, sinon même plus nets. Ces méthodes ont encore révélé à l'auteur la présence dans certaines cellules, à côté des chloroplastes, d'organites très nets, très fins, qu'il considère comme des chondriosomes indifférenciés. Par la méthode à l'argent réduit, ces derniers n'apparaîtraient que très rarement.

Il y aurait donc, d'après Pensa, dans le cytoplasme des Fougères, des organites assimilables aux mitochondries de la cellule animale. Une partie de ces éléments seraient

prédestinés à évoluer en chloroplastes ; l'autre remplirait des fonctions encore inconnues.

Sapehin a fait en 1913 une étude dont les résultats ont été exposés plus haut. Les recherches de ce botaniste, qui portèrent surtout sur les Muscinées et sur quelques Phanérogames, se rapportent également à diverses Lycopodiacées. Mais Sapehin n'a observé que certains stades du développement. Il a notamment examiné les spores de *Lycopodium inundatum* et de *Selaginella emmelliana* dans lesquelles, il a trouvé confirmation des résultats acquis par l'étude des Mousses. Dans les cellules jeunes des Lycopodiacées, il observe (*Selaginella* et *Isoetes*) un seul plastide (type monoplastique) en dehors de nombreuses mitochondries. Sapehin en conclut que les plastides sont des organites absolument distincts des mitochondries, sans aucune relation avec elles et par conséquent de nature différente. Ses recherches ont voulu démontrer que les formations appelées centrosomes et blépharoplastes chez les Characées, les Bryophytes et les Ptéridophytes, ne sont autre chose que des plastides. Mais pour les Ptéridophytes il n'en a cependant pas la certitude.

Le chondriome et l'origine des plastides chez les Fougères ont encore été l'objet d'une très courte étude de Mottier. Cet auteur distingue dans la cellule apicale des racines d'*Adiantum pedatum*, deux catégories d'éléments primordiaux manifestement distincts, des grains et des bâtonnets qui se colorent intensivement et uniformément, et des corpuscules plus gros qui ont surtout une forme lenticulaire. Les premiers correspondraient aux mitochondries et les autres aux « primordia » des leucoplastes. Dans le méristème, Mottier a vu les leucoplastes, très chromo-

philes, augmenter de volume au fur et à mesure de leur différenciation. Ces organites possèderaient le plus souvent une inclusion hyaline. Quant aux mitochondries, elles seraient sous forme de grains, ou de bâtonnets. Dans le cylindre central, les plastides s'allongeraient considérablement en perdant leur amidon ; ils prennent l'aspect de longs chondriocontes, très semblables à ceux que l'on rencontre dans la cellule animale. A côté d'eux, existent toujours en grand nombre des mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets. Dans ces cellules, les plastides filamenteux seraient moins chromophiles que les mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets. Mottier signale dans tout le tissu des racines des Fougères, la présence de vacuoles remplies d'une substance sur la nature de laquelle il ne peut se prononcer. Mottier s'appuie sur la présence dans la cellule apicale de petits leucoplastes de formes différentes des mitochondries pour soutenir sa théorie de l'individualité des plastides (Cf. plus haut).

Mirande (1918) a étudié la formation de l'anthocyane dans le genre *Azolla*. Il décrit à l'origine des vacuoles pigmentaires des formes mitochondriales qui ressemblent beaucoup à celles des folioles de Rosier étudiées par Guilliermond, et qui évoluent comme elles. Il conclut donc à l'origine mitochondriale de l'anthocyane.

Les Cryptogames vasculaires, au point de vue cytologique, ont encore été l'objet d'études de la part de Dangeard. Cet auteur a observé dans le point végétatif des tiges de *Selaginella Kraussiana*, en appliquant les méthodes à l'hématoxyline ferrique, que chaque cellule renferme un filament chromophile coiffant le noyau. Ce filament représente, d'après l'auteur, un plaste unique,

appelé par lui mitoplaste, et qui se divise en deux moitiés avant chaque cloisement cellulaire. On retrouve ces deux mitoplastes, dans les cellules des mamelons foliaires, dans les jeunes feuilles, et dans l'écorce de la tige. Ils perdent de leur chromaticité au fur et à mesure qu'ils s'imprègnent de chlorophylle, pour se transformer en chloroplastes ordinaires ; ceux-ci peuvent se diviser, de sorte que 4 cellules arrivent à en posséder de 6 à 8.

L'auteur décrit de très longs mitoplastes, dans les cellules des faisceaux libériens.

Chaque cellule de la racine possède, d'après Dangeard, un mitoplaste filamenteux capable de se diviser ensuite. On voit donc que Dangeard vérifie, au point de vue de l'origine des plastides des Sélaginelles, les résultats antérieurs de Sapehin, dont il ne paraît pas avoir eu connaissance.

L'auteur décrit en outre le système vacuolaire. Dans le méristème, celui-ci est constitué par des vacuoles élémentaires ou « métachromes », peu nombreuses, remplies de métachromatine à l'état de solution colloïdale. Les colorations vitales font apparaître dans chacune d'elles, par précipitation de la métachromatine dissoute, un « corpuscule métachromatique » agité de mouvements browniens. Après fixation et coloration par la méthode de Regaud, les corpuscules contenus dans ces vacuoles, prennent, comme les plastides, avec l'hématoxyline ferrique, une teinte noir foncé. Au cours de l'évolution du système vacuolaire, la métachromatine contenue en solution colloïdale, augmente de quantité, et le nombre de corpuscules précipités par le colorant vital ou les fixateurs, devient aussi plus grand. La métachromatine est aussi extrêmement abondante dans la racine.

Le cytoplasme de *Selaginella Kraussiana*, contient

encore des *microsomes* peu nombreux. Ces corpuscules sont facilement visibles sur le vivant dans les cellules épidermiques des feuilles, dans les tubercules foliaires et dans la racine. Ils sont isolés ou réunis par deux, rarement en chaînettes. Ces corpuscules se colorent également électivement par la méthode de Regaud et il est très difficile de les distinguer des corpuscules métachromatiques, surtout si la limite des vacuoles est mal conservée.

Le fait que ces *microsomes* ont la propriété de se colorer par l'hématoxyline ferrique, comme les mitoplastes et les corpuscules métachromatiques, serait, d'après Dangeard, la cause de nombreuses erreurs. L'auteur n'hésite pas à admettre que ce sont ces éléments, corpuscules métachromatiques et microsomes, de nature et d'origine distinctes, qui ont été décrits ailleurs comme représentant le chondriome. Dangeard insiste encore sur ce fait, mis en évidence par lui, que dans les cellules âgées, le cytoplasme est constitué chez cette Sélaginelle par des fibrilles extrêmement minces. Dangeard ne croit donc ne pas trop s'avancer en disant que ces fibrilles ont été décrites parfois sous le nom de chondriocontes.

L'auteur conclut de ses recherches que le cytoplasme des Cryptogames vasculaires contient, comme dans toutes les cellules végétales :

1° Des plastes (*mitoplastes*) qui constituent le *plastidome* de l'auteur.

2° Des *microsomes* que l'on aurait souvent appelés mitochondries granuleuses, et qui constituent, le *sphérome*.

3° Un système vacuolaire contenant de la métachromatine constituant le *vacuome*.

4° Des *fibrilles protoplasmiques*, qui auraient été décrites sous le nom de chondriocontes.

Comme on a pu s'en rendre compte par cet exposé, l'ensemble des travaux publiés jusqu'à ce jour, malgré la grande valeur de beaucoup d'entre eux, ne résout pas, loin de là, la question de l'origine et de l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. Les stades les plus importants de la vie de ces plantes n'ont jamais été étudiés au point de vue qui nous occupe ; à d'autres stades, l'étude a été des plus sommaires. En outre les auteurs ne s'entendent pas sur l'interprétation des faits et le désaccord le plus grand règne sur toutes ces questions.

L'étude générale que nous avons entreprise s'imposait donc ; elle était d'autant plus utile que l'embranchement des Cryptogames vasculaires constitue, en quelque sorte, un trait d'union entre les Muscinées et les Thallophytes supérieurs, d'une part, et les Phanérogames d'autre part. L'on pouvait s'attendre par conséquent à y trouver des caractères particulièrement intéressants.

C'est pourquoi nous avons entrepris l'étude de l'évolution des plastides dans cet embranchement. Nos résultats principaux ont été résumés dans plusieurs Notes parues dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences et de la Société de Biologie, au cours de l'année 1920 et qu'il est inutile d'analyser ici, puisque ce travail n'en sera que le développement.

III. — TECHNIQUE.

Les Cryptogames vasculaires, que nous avons étudiés ne nous ont pas fourni en général des objets permettant l'observation vitale détaillée de leur cytoplasme. Nous

avons donc eu recours presque exclusivement à différentes méthodes mitochondriales.

On sait en effet que, dans ses recherches vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur de Tulipe, Guilliermond a étudié l'action des divers fixateurs sur le cytoplasme et a démontré que les méthodes mitochondriales conservent, aussi fidèlement que possible, les mitochondries dans les formes qu'elles avaient sur le vivant. La même démonstration a été faite dans la cellule animale par Fauré-Frémiet, R. et H. Lewis, et dernièrement par Cowdry. Les méthodes mitochondriales offrent donc toute la sécurité désirable.

La méthode qui nous a donné les meilleurs résultats et qui a, par conséquent, presque toujours été employée est la méthode IV de Regaud.

On introduit les objets à étudier dans le liquide composé de :

Formol commercial	20 *cent. cubes.*
Solut. de bichromate de potasse à 3 p. 100.	80 *cent. cubes.*

Il est nécessaire de les laisser pendant quatre jours dans ce bain, en ayant soin de le renouveler quotidiennement, s'il se trouble trop rapidement.

Cette fixation est suivie d'une « postchromisation » de huit à quinze jours de durée moyenne, mais que l'on peut prolonger plusieurs mois, si on le désire, dans une solution de bichromate de potasse à 3 p. 100. Puis, on lave les objets à l'eau courante pendant vingt-quatre heures et on procède à l'inclusion dans la paraffine.

Les rubans de paraffine sont collés sur les lames porte-objets à l'aide de l'albumine glycérinée. Ils doivent être d'une épaisseur ne dépassant pas 3 μ.

La fixation par la méthode de Regaud est suivie de la coloration à l'hématoxyline ferrique. Pour cela, on débarrasse les coupes de la paraffine qui les enrobe, par des passages successifs dans le xylol, l'alcool absolu, l'alcool à 95°, puis on les introduit dans un bain de mordançage constitué par une solution d'alun de fer ammoniacal à 4 p. 100[1].

Après vingt-quatre heures de mordançage on soumet les préparations à un lavage assez prolongé à l'eau courante, puis on les surcolore en les laissant pendant vingt-quatre heures dans un bain d'hématoxyline,, de la formule suivante :

Hématoxyline	1 *gramme.*
Alcool à 95°	10 *cent. cubes.*
Glycérine	10 — —
Eau	80 — —

La régression est effectuée par l'alun de fer ammoniacal à 5 p. 100 et surveillée au microscope. On monte les préparations dans du baume du Canada.

La méthode de Regaud nous a donné en général de très beaux résultats. Cependant, dans certains cas, en particulier pour les tiges et les feuilles des Fougères, elle a été défavorable ; nous avons été obligé de nous adresser à d'autres méthodes de fixation.

Nous avons alors employé le formol du commerce. En laissant les objets pendant vingt-quatre heures dans ce liquide, nous avons obtenu, après inclusion à la paraffine

1. Après le passage à l'alcool à 95° il est le plus souvent très utile de collodionner les coupes, afin d'éviter qu'elles se décollent pendant l'action des traitements ultérieurs. Pour cela, on les plonge pendant environ une demi-minute, au sortir de l'alcool à 95°, dans du collodion spécial (collodion officinal 20 centimètres cubes, éther anhydre 40 centimètres cubes, alcool absolu 20 centimètres cubes), puis, après quelques secondes de séjour à l'air, de nouveau dans l'alcool à 95°, qui précipite la pellicule de collodion. Ceci fait, on introduit les objets dans le bain de mordancage à l'alun de fer.

et coloration à l'hématoxyline ferrique, de très belles préparations dans les cas où la méthode de Regaud était infidèle. Mais, dans la majorité des cas, le formol se montre un mauvais fixateur.

Nous nous sommes rarement servi de la méthode de Champy-Küll, d'un emploi très satisfaisant pour la cellule animale et appliquée avec succès par Guilliermond à la cellule végétale.

Cette méthode est la suivante :

Fixation pendant vingt-quatre à quarante-huit heures dans le mélange suivant :

Solution d'acide chromique à 1 p. 100 .	*7 parties.*
— *de bichromate de potasse à 3 p. 100*.	7 —
— *d'acide osmique à 2 p. 100*. .	4 —

Lavage à l'eau pendant vingt-quatre heures puis traitement pendant vingt-quatre heures dans le mélange :

Acide pyroligneux rectifié.	*1 partie.*
Solution d'acide chromique à 1 p. 100 .	1 —

puis traitement pendant trois jours dans une

Solution de bichromate de potasse à. . 3 *p*. 100.

On colore à chaud par la fuchsine acide jusqu'à production de vapeurs, on lave à l'eau, on colore pendant quelques minutes dans une solution à 0,5 p. 100 de bleu de toluidine ou de thionine, puis on différencie dans une solution alcoolique d'aurantia à 0,5 p. 100 ; on lave à l'alcool, enfin on monte au baume du Canada.

Cette méthode a le grand avantage de permettre la différenciation des globules graisseux, colorés en brun par l'acide osmique, des mitochondries, colorées en rouge par la fuchsine.

Parfois, pour compléter nos observations, nous avons employé la fixation au picro-formol et au liquide de Lenhossèk. Ces mélanges ne sont pas des fixateurs de mitochondriaux. Cependant leur application est, dans certains cas de quelque utilité.

1° Picro-formol (fixateur de Bouin) :

Eau distillée saturée d'acide picrique	30	*cent.*	*cubes.*
Formol	10	—	—
Acide acétique	2	—	—

Lavage à l'alcool jusqu'à ce que le liquide de lavage reste incolore, puis inclusion à la paraffine et coloration par l'hématoxyline ferrique.

2° Liquide de Lenhossèk :

Solution de bichlorure de mercure à 6 p. 100	75	*cent.*	*cubes.*
Alcool absolu	20	—	—
Acide acétique	3	—	—

Lavage à l'eau, inclusion à la paraffine et coloration par l'hématoxyline ferrique.

Au cours de nos recherches, nous avons eu l'occasion de constater que la postchromisation par la solution de bichromate de potasse à 3 p. 100 n'était pas toujours nécessaire à l'obtention de bonnes préparations. Cette observation avait déjà été faite par Guilliermond, Sapehin, Duesberg, Cowdry et d'autres auteurs.

Par contre, nous avons remarqué que, dans l'application de la méthode de Regaud, une prolongation de la durée du mordançage dans l'alun de fer avant la coloration à l'hématoxyline (quarante-huit heures au lieu de vingt-quatre), exerçait l'influence la plus heureuse pour l'obtention de belles préparations en permettant une différenciation meilleure.

CHAPITRE II

RECHERCHES PERSONNELLES : LES FAITS

I. – ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES FILICINÉES (Pl. I à VII).

I. Étude des cellules sexuelles. — Nous avons étudié les prothalles de diverses espèces de Polypodiacées récoltées dans les serres du Parc de Lyon, en particulier le prothalle d'*Adiantum capillus Veneris*, qui nous a été un objet d'étude particulièrement favorable.

Les premiers résultats furent longs à constater, vu la difficulté que nous avions éprouvée à nous procurer des prothalles sains. En effet, il n'est pas rare de trouver les organes sexuels des prothalles, en particulier les archégones, envahis par des Bactéries qui, attirées par le mucilage sucré émis par le col, trouvent dans l'oosphère un milieu de culture tout à fait favorable à leur développement. Nous avions cueilli ces prothalles dans un terrain occupé par des Mousses. En les récoltant sur un sol sablonneux, mais humide, nous croyions réduire les possibilités de l'infection au minimum. Nous ne nous sommes pas trompés.

Aussitôt recueillis, les prothalles ont été nettoyés sommairement, puis introduits aussitôt dans liquide fixateur de Regaud. Au cours de la postchromisation, les derniers débris des végétaux et particules étrangères furent enlevés, afin d'obtenir des coupes aussi propres que possible.

L'observation des coupes dont l'épaisseur ne doit pas

dépasser 2 μ, révèle à un petit grossissement un tissu lâche, gorgé de grains de chlorophylle et de corpuscules de couleur jaune. A la face inférieure s'observent les organes sexuels et les rhizoïdes.

Regardées à un fort grossissement, les cellules du prothalle sont de grande taille, à parois nettement visibles et relativement épaisses (Pl. II, fig. 1). Elles contiennent toutes un cytoplasme peu chromophile dans lequel sont inclus un noyau de petite taille et un grand nombre de chloroplastes très volumineux. Ces plastes sont le plus souvent lenticulaires et contiennent d'assez gros grains d'amidon composés. Ils sont le plus souvent bien colorés et leur écorce mitochondriale est nettement visible. Suivant le degré de différenciation, auquel a été soumise la préparation, les autres éléments mitochondriaux sont visibles ou non. Dans les cas où ceux-ci sont observables, ils sont constitués par des bâtonnets et des grains très souvent accolés aux chloroplastes, ce qui donne à ces derniers, un contour mamelonné (Pl. II, fig. 3 et 8).

Les vacuoles sont très grandes et remplies de composés phénoliques très constants dans presque tous les organes des Cryptogames vasculaires. Ce corps, dont la constitution chimique n'est pas encore très bien connue et dont la signification physiologique est ignorée, précipite sous l'action des fixateurs et de certains colorants vitaux, sous forme de plages uniformément granuleuses ou de grains plus ou moins volumineux, se fusionnant entre eux. Souvent, on observe une vacuole tapissée d'un précipité finement granuleux, sur le fond duquel se détachent des corpuscules nettement délimités de la même substance. La méthode de Regaud précipite cette substance en jaune

verdâtre s'il s'agit de plages, en jaune vif, s'il s'agit de corpuscules plus ou moins volumineux et arrondis.

Ce composé phénolique offre les réactions micro-chimiques des tannoïdes ; il est susceptible de se transformer à certains stades en anthocyane et correspond aux composés phénoliques si fréquents dans les Phanérogames et qui ont été étudiés par Combes, Willstätter et Guilliermond. La liqueur de Courtonne jaunit ces composés. Les bleus de Nil et de méthylène les colorent vitalement en bleu, de même que tous les colorants bleus d'aniline. Ces composés se colorent également par le rouge neutre et réduisent l'acide osmique.

Les cellules de la face inférieure du prothalle sont le plus souvent plus petites et moins volumineuses que celles des autres parties du prothalle, et à parois externes bombées. C'est aux dépens d'une de ces cellules que prendra naissance l'organe sexuel.

L'anthéridie. — La cellule épidermique qui doit évoluer en anthéridie ne se distingue au premier abord des autres cellules par aucun caractère particulier, sinon par des grains de chlorophylle de taille un peu plus petite. Bientôt, on assiste à des transformations des plus intéressantes. Les grains chlorophylliens perdent leur amidon (Pl. I, fig. 1) qui est résorbé, puis diminuent de taille. En même temps, leur enveloppe mitochondriale, se régénère en devenant de plus en plus épaisse, et un peu plus chromophile. A un certain stade (Pl. I, fig. 2), les chloroplastes sont réduits à des organites en forme de fuseaux épars dans le cytoplasme, dans lequel on constate également la présence de mitochondries en bâtonnets et grains qui ne semblent pas jouer un rôle apparent. Corrélativement,

à cette transformation, le cytoplasme paraît augmenter aux dépens des vacuoles qui se contractent. En même temps disparaît aussi, petit à petit, le composé phénolique si constant dans toutes les cellules.

Dans les cellules mères primordiales des anthérozoïdes, au début de leur formation (Pl. I, fig. 4), le cytoplasme est très dense, parsemé de petites vacuoles, dont on ne peut observer le contenu. Le noyau, qui occupe maintenant presque toute la cellule, est entouré d'un chondriome dans lequel on distingue des éléments ayant la forme d'assez gros bâtonnets et d'autres, de taille un peu inférieure, et granuleux. Il ne semble pas possible de douter que les premiers — les gros bâtonnets — représentent les anciens chloroplastes, dont l'amidon est à présent entièrement résorbé. On peut en constater certains qui possèdent encore une forme arquée témoignant de leur origine. Avant d'être arrivés à cet état, ils coiffaient le grain de chlorophylle et en avaient épousé le contour courbé. Les autres éléments constituent la partie du chondriome, dont nous ignorons encore le rôle exact, et que nous appelons, pour cette raison, la partie inactive[1].

Lorsque les cellules mères primordiales sont complètement développées (Pl. I, fig. 5), leur chondriome se présente sous forme d'un mélange de mitochondries granuleuses, en courts bâtonnets, et d'éléments un peu plus allongés, qui nous paraissent être les anciens plastides arrivés maintenant à l'état de chondriocontes parfaits. Si l'on n'avait pas pu suivre l'évolution de ces cellules

1. Le terme « inactif » signifie ici tout simplement que ces éléments sont inactifs dans la fonction chlorophyllienne et que nous ignorons leur rôle, car il est certain qu'ils ont des fonctions, sans doute très importantes, à remplir, mais celles-ci nous échappent encore.

pas à pas, il serait impossible de se rendre compte que les courts chondriocontes présents dans les cellules mères primordiales des anthérozoïdes dérivent des chloroplastes, à tel point ce mélange d'éléments mitochondriaux ressemble à un chondriome de valeur tout à fait homogène, tel que Guilliermond l'a décrit pour le sac embryonnaire de Tulipe (Pl. I, fig. 5 *a*). Les recherches de Guilliermond ont, en effet, mis en évidence dans cette cellule un chondriome à peu près exclusivement constitué par des mitochondries granuleuses ou en courts bàtonnets. Il remarquait en outre quelques mitochon, dries un peu plus grosses que les autres sans insister davantage sur ce fait (Pl. I, fig. 5 *a*).

L'évolution ultérieure des cellules mères primordiales d'anthérozoïdes en cellules mères donnera lieu à un sectionnement général des éléments mitochondriaux (Pl. I, fig. 6 et 7). Observés à un très fort grossissement, ils constituent un mélange de grains et de bâtonnets très courts disséminés en assez grand nombre dans le cytoplasme très épais et très chromophile. L'examen très attentif n'y permet pas de distinguer les éléments qui ont pour origine les anciens plastides. Il est cependant très probable qu'ils existent, mais ils sont devenus des mitochondries typiques.

On sait que les anthérozoïdes des Fougères sont des corps spiralés et ciliés. La spirale, composée de deux ou trois tours, provient de l'étirement des noyaux des cellules mères des anthérozoïdes ; elle est donc essentiellement formée de substance nucléaire, revêtue, d'ailleurs, d'une très mince couche cytoplasmique. A sa partie supérieure, elle porte une petite touffe de cils; ceux-ci sont insérés sur un organe particulier, le *blépharoplaste* sur-

tout bien étudié par Belajeff et qui semble dériver du centrosome de la cellule mère. A la partie inférieure de l'anthérozoïde, on observe, au moins pendant un certain temps, une vésicule de nature protoplasmique, qui représente le reste du cytoplasme de la cellule mère.

Dans les coupes à travers les cellules mères, en voie de former leur anthérozoïde, et qui ont été peu différenciées, on remarque le corps anthéridien coloré en noir et enroulé. Il entoure un petit amas de mitochondries granuleuses qui sont ensuite transmises à la future vésicule (Pl. I, fig. 8 et 9).

Certains auteurs avaient déjà remarqué que cet organe vésiculaire contenait de petits grains d'amidon. Au cours de nos recherches, il nous a paru les voir naître aux dépens de quelques-unes des mitochondries des cellules mères. Nous pensons qu'en raison de cette fonction, ces organites sont localisés dans la vésicule qui contiendra de ce fait les aliments nécessaires à l'anthérozoïde pendant le temps qu'il est à la recherche d'une oosphère. Nous pensons aussi que l'anthérozoïde ne contient que des mitochondries inactives. Il ne nous a pas été possible de voir le blépharoplaste signalé par Belajeff, ce qui est compréhensible puisque nous n'avons jamais pu différencier de centrosomes par les méthodes mitochondriales.

L'anthérozoïde des Fougères étant enroulé en spirale, il est impossible d'obtenir des coupes passant à travers tout leur corps. Une observation méthodique des fragments de coupes que l'on obtient, nous a cependant permis d'étudier en détail le chondriome de ces minuscules cellules.

Dans l'anthérozoïde mûr, les mitochondries sont exclusivement granuleuses. Elles paraissent être invariable-

ment disposées en deux rangées le long de la spirale nucléaire et espacées régulièrement (Pl. I, fig. 10 à 13). Champy et d'autres auteurs avaient déjà constaté un arrangement analogue du chondriome dans le spermatozoïde de *Bombinator* et de divers aimaux (Pl. I, fig. 13 *a*). Le phénomène est cependant moins net dans cette cellule animale.

Certains auteurs ont trouvé qu'il existait dans les cellules sexuelles mâles des animaux, un nombre constant de mitochondries. La difficulté, presque insurmontable, de faire des coupes à travers la totalité du corps anthéridien, ne nous a pas permis de vérifier cette question sur les anthérozoïdes des Fougères.

Pendant toute sa formation, l'anthéridie est entourée d'une enveloppe cellulaire dans les éléments de laquelle persistent des chloroplastes très nets accompagnés de mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets (Pl. I, fig. 3) ; les chloroplastes sont ici cependant bien plus petits que dans les cellules constituant la plus grande partie du tissu du prothalle et ont résorbé partiellement leur amidon. Ces cellules sont pourvues de vacuoles contenant des composés phénoliques.

L'archégone. — Comme l'anthéridie, il se forme aux dépens d'une cellule épidermique qui, par divisions successives, donnera naissance à la future oosphère, à la cellule du canal de l'archégone, et aux cellules devant entourer et protéger l'organe en formation.

La cellule destinée à évoluer en oosphère contient, comme c'est le cas pour l'anthéridie, des chloroplastes plus petits que ceux des autres cellules du prothalle, qui subissent la résorption de leurs grains d'amidon.

Corrélativement, les vacuoles deviennent de plus en plus petites et perdent leur contenu phénolique. Une oosphère très jeune présente donc (Pl. II, fig. 2) un noyau volumineux et un cytoplasme parsemé de petites vacuoles et très riche en mitochondries. Ces organites affectent la forme de grains, de bâtonnets et de chondriocontes plus ou moins allongés. Ces derniers semblent représenter les anciens chloroplastes devenus des chondriocontes typiques. Les cellules jeunes du canal du col de l'archégone subissent la même transformation (Pl. II, fig. 2, 4, 5).

A un stade évolutif ultérieur, les éléments mitochondriaux de la future oosphère se segmentent complètement pour ne plus exister qu'à l'état de grains. Le nombre de mitochondries granuleuses ainsi formées est très élevé (Pl. II, fig. 7). Les mitochondries sont toutes semblables ; il est impossible de distinguer parmi elles, celles qui dérivent des anciens chloroplastes. Dans l'oosphère qui arrive à maturation (Pl. II, fig. 9), certaines mitochondries granuleuses du stade antérieur s'allongent pour devenir des bàtonnets. En même temps, le cytoplasme recommence à se vacuoliser.

L'évolution du système vacuolaire est particulièrement nette à ce stade : il a subi une réduction considérable de volume de ses éléments. Au fur et à mesure que les vacuoles se rapetissent, apparaît à leur intérieur un ou plusieurs corpuscules noirs, de forme ronde ou allongée, vaguement mitochondriale (Pl. II, fig. 4, 6, 7, 9 *V*). Finalement, il ne reste des vacuoles que des corpuscules noirs entourés d'une auréole hyaline. Il se pourrait que ces formes vacuolaires résultent de la contraction de ces vacuoles préexistantes, conditionnée par une force physique résultant de l'augmentation du cytoplasme. Cette

contraction provoquerait aussi une condensation d'une substance du suc vacuolaire qui ne serait pas colorable lorsqu'elle se trouve à l'état très dilué, ainsi que ce serait le cas dans les grosses vacuoles. On retrouve ces corpuscules dans tous les embranchements de Ptéridophytes, mais surtout chez les Lycopodinées. Nous en reparlerons à propos de ce groupe.

La cellule-œuf est constituée par un noyau de grande taille, entouré d'un cytoplasme vacuolisé, très dense (Pl. II, fig. 10). Son chondriome se présente sous forme d'un mélange de mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets parmi lesquels il est impossible de déceler (Pl. II, fig. 12), même avec les plus forts grossissements, des différences qui permettent d'établir la part qui est due aux anciens chloroplastes transformés et aux autres mitochondries. Ce chondriome est tout à fait analogue à celui que Guilliermond a décrit dans le sac embryonnaire de Tulipe et que nous avons déjà signalé au cours de l'étude cytologique de l'évolution de l'anthéridie. L'oosphère ainsi formée est alors prête à recevoir l'anthérozoïde fécondant, après que le col de l'archégone y conduisant, se sera ouvert, et que ses cellules intérieures se seront désorganisées, en se transformant en un mucilage qui doit attirer la cellule mâle.

On sait que l'œuf des Fougères fécondé par un anthérozoïde commence immédiatement à se segmenter, par deux bipartitions successives, en quatre cellules, et à se développer. Pendant ce temps, le chondriome de la cellule fécondée est le siège de phénomènes non moins profonds et non moins intéressants.

Le jeune embryon constitué de quatre cellules s'accroît rapidement, ce qui provoque la formation de nombreuses

trabécules et de grandes vacuoles dans le cytoplasme (Pl. II, fig. 15). Ce cytoplasme est parsemé d'éléments mitochondriaux en grand nombre et d'une netteté parfaite. Ce sont des bâtonnets, les uns assez allongés, les autres courts, et des grains. Ils se tiennent de préférence autour du noyau, mais on les trouve encore dispersés dans toutes les parties du cytoplasme où ils sont peut-être transportés par les courants protoplasmiques. Examinés à un très fort grossissement, ce chondriome de l'embryon des Fougères s'offre à l'observateur comme étant composé de mitochondries très fortement colorées par l'hématoxyline ferrique et élaborant, çà et là, un grain d'amidon, comme le montre la présence sur leur trajet de petites vésicules, et d'autres mitochondries se distinguant par une taille légèrement plus petite, plus fine et une chromaticité un peu moindre que les précédentes et ne paraissant prendre aucune part à l'élaboration de l'amidon (Pl. II, fig. 16). Les premiers sont incontestablement des jeunes plastides qui, nous le verrons, vont évoluer, ultérieurement, sous forme d'amyloplastes dans les organes souterrains, et sous forme de chloroplastes dans les organes verts. L'autre groupe d'éléments mitochondriaux est constitué par les mitochondries, dont nous ignorons encore la signification.

L'œuf fécondé nous fait donc retrouver ici, à ce stade, les anciens chloroplastes qui, au cours de la formation des organes sexuels, se sont transformés d'abord en chondriocontes, puis en mitochondries granuleuses, afin d'être transmis, sous cette dernière forme, aux organes sexuels.

Il est permis de penser que les jeunes plastides de l'embryon n'ont comme origine que les anciens chloro-

plastes de l'oosphère. Nous avons signalé au cours de l'étude sur l'anthéridie que l'anthérozoïde mûr traînait avec lui pendant un certain temps, une vésicule contenant des mitochondries granuleuses élaborant de minuscules grains d'amidon. Nous croyons que ces petits plastides sont les anciens chloroplastes de l'anthéridie dont l'apport à l'oosphère est inutile, vu que cette dernière cellule contient déjà les éléments nécessaires pour former les grains de chlorophylle. Les plastides de l'anthéridie seraient donc inutiles et la Fougère semblerait s'en débarrasser par la vésicule qui, on le sait, est caduque.

Pendant toute l'évolution de l'oosphère, les cellules qui l'entourent sont le siège de phénomènes corrélatifs, mais moins complets. Au fur et à mesure que l'œuf se forme, leurs chloroplastes deviennent plus minces, par résorption de leur amidon en même temps que leur écorce mitochondriale se régénère (Pl. II, fig. 3, 8 et 11).

Cette résorption est complète lorsque le jeune embryon se forme, mais les chloroplastes ne perdent ici jamais leurs caractères de plastides et restent parfaitement reconnaissables. Ils se distinguent nettement des autres mitochondries granuleuses et en bâtonnets (Pl. II, fig. 14). Ces cellules ont toujours leurs vacuoles remplies de composés phénoliques. Celles qui forment la paroi du col de l'archégone meurent lorsque l'œuf est fécondé.

Si nous voulons représenter l'évolution du chondriome durant la formation des organes sexuels des Fougères par un schéma, nous pourrions adopter le dispositif suivant, dont l'interprétation ne nécessite pas de commentaires complémentaires :

Prothalle :
chloroplastes et d'autres mitoch. à fonct. inconnues.

Cellule donnant naissance à l'anthéridie : Coexistence de chloropl. et d'autres mitoch. nettement distinctes.

Cellule mère primordiale d'anthérozoïde : Transformat. des plastes en chondriocontes coexistant avec d'autres mitoch. dont il est impossible de les distinguer.

Cellule mère d'anthérozoïde : Segmentation en grains ou courts bâtonnets de tous les éléments mitoch. Impossibilité de reconnaître les éléments constitutifs.

1° *Vésicule :* Mitoch. redevenant plastes, élaborant de l'amidon.

Perte des nouv. petits plastes, la vésic. étant caduque, ne jouant pas de rôle dans la fécondation.

2° *Anthérozoïde proprement dit ;* mitoch. à fonct. inconnue.

allant féconder

Cellule donnant naissance à l'archégone : Coexistence de chloropl. et des autres mitoch. nettement distinctes.

Les plastes sont transformés en chondriocontes coexistant avec d'autres mitoch. dont il est impossible de les distinguer.

Segmentation en grains de tous les éléments mitoch. Impossibilité de reconnaître les éléments constitutifs.

L'oosphère mûre : bâtonnets et grains et mitoch. inactives sans distinction possible entre eux.

Embryon : Une catégorie de mitoch. recommence à élaborer. A côté existent les mitoch. à fonction encore inconnue.

II. Etude cytologique de la racine des fougères. — Nous avons dit que l'œuf, une fois formé, se développait aussitôt, se divisait par deux bipartitions successives pour donner un embryon formé de quatre cellules. L'une de ces cellules est le point de départ de la première racine de la future Fougère.

Une coupe longitudinale à travers un point végétatif d'une racine de fougère (*Athyrium Filix femina*) révèle

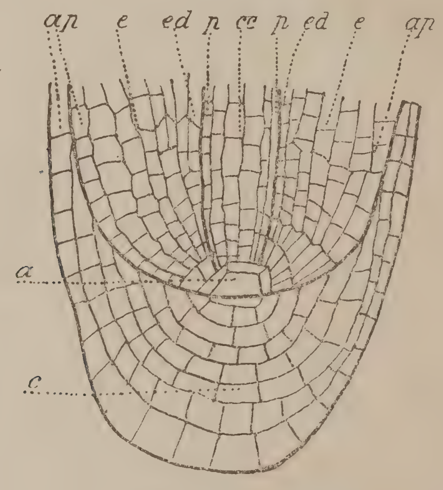


Fig. 1. — Coupe longitudinale de l'extrémité d'une racine de Fougère (*Pteris Blumeana*), d'après Van Tieghem et Douliot (grossi 100 fois).

la structure typique de cet organe chez ces plantes, (fig. 1). Près du sommet, on voit une grosse cellule de forme vaguement triangulaire dont la base convexe est tournée du côté de la coiffe ; c'est la cellule apicale ou initiale de la racine (*a*).

Les cloisons qui se forment parallèlement à la base convexe donnent des cellules qui constitueront la coiffe (*c*) ; d'autres cloisons apparaissent parallèlement aux autres faces de la cellule terminale et donneront nais-

sance à l'écorce (*e*) et au cylindre central (*cc*). L'assise pilifère est l'assise cellulaire la plus externe de l'écorce (*ap*). L'assise la plus interne formera l'endoderme (*ed*) et l'assise la plus externe du cylindre central formera le péricycle (*p*).

La méthode de Regaud au bichromate-formol, suivie de la coloration à l'hématoxyline ferrique, fixe admirablement le cytoplasme.

La cellule apicale (Pl. III, fig. 1) se distingue de toutes les autres par sa très grande taille et son cytoplasme très vacuolisé et un peu moins chromophile que celui des autres éléments cellulaires qui fixent le colorant plus énergiquement. Les vacuoles, très nombreuses, sont dépourvues de tout contenu visible. Sur le cytoplasme mauve de la cellule apicale, le chondriome se détache avec une précision remarquable. Observé à un très fort grossissement, on y distingue des mitochondries granuleuses et des bâtonnets procédant à une élaboration active d'amidon, ce dont témoignent les nombreuses vésicules que présentent les corps mitochondriaux. Le réactif iodo-ioduré colore le contenu de ces vésicules en brun acajou ; celui-ci jaunit dans le baume pour se décolorer au bout de quelques jours. Cette réaction ne laisse aucun doute sur leur nature amylacée [1].

On constate que ces organites restent groupés avec une préférence marquée autour du noyau. L'examen attentif d'une préparation contenant une cellule apicale,

1. Théoriquement le réactif iodo-ioduré devrait colorer l'amidon en bleu ou violet. Les agents fixateurs ramènent la molécule de l'amidon à une molécule hydrocarbonée plus simple (peut-être de la dextrine) qui ne se colore plus qu'en jaune brun. D'ailleurs souvent au moment de sa formation le produit hydrocarboné élaboré par les mitochondries présente les réactions de la dextrine.

que l'on a eu soin de traiter par le réactif iodo-ioduré, décèle nettement l'existence parmi les éléments élaborateurs d'autres mitochondries, sans fonctions apparentes qui correspondent ici aux mitochondries inactives, dont nous avons parlé dans l'étude des cellules sexuelles. Ces éléments se distinguent des autres, par une chromaticité un peu moindre et une taille légèrement plus petite. Ils sont mélangés sans ordre aux mitochondries élaboratrices et paraissent être en nombre plus réduit que celles-ci. Mottier avait déjà remarqué la coexistence d'éléments élaborateurs et inactifs dans son étude sur la racine d'*Adiantum pedatum*. Il s'était basé sur cette constatation pour soutenir sa théorie de l'individualité des plastides. Le chondriome de la cellule apicale des racines de Fougères paraissait à cet auteur d'autant plus favorable à sa théorie que les plastides sont très difficiles à distinguer des éléments inactifs dans les cellules apicales des racines des Phanérogames. En effet, les recherches de Guilliermond sur les racines de Graminées, puis de Ricin, de Pois, etc., nous démontrent que dans les cellules initiales du point végétatif, on observe un chondriome constitué à la fois par des chondriocontes, des courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses (fig. 2). Ces éléments présentent tous les mêmes caractères de coloration, le même aspect morphologique et il n'est pas possible de distinguer parmi eux, ceux qui plus tard évolueront sous forme de plastides de ceux qui n'ont aucun rôle dans l'élaboration.

Les cellules qui entourent immédiatement la cellule initiale des racines de Fougères ont la même constitution cytologique que celle-ci, mais cette identité ne dépasse pas deux assises cellulaires et l'observateur assiste bien

vite, concurremment à la différenciation anatomique de l'organe, à une différenciation cytologique.

La coiffe frappe l'œil par ses vacuoles gorgées de composés phénoliques au point de masquer le cytoplasme. Elle est très épaisse et construite en cellules allongées, rectangulaires ou carrées. Plus on avance vers la pointe plus le cytoplasme disparaît sous l'abondance du con-

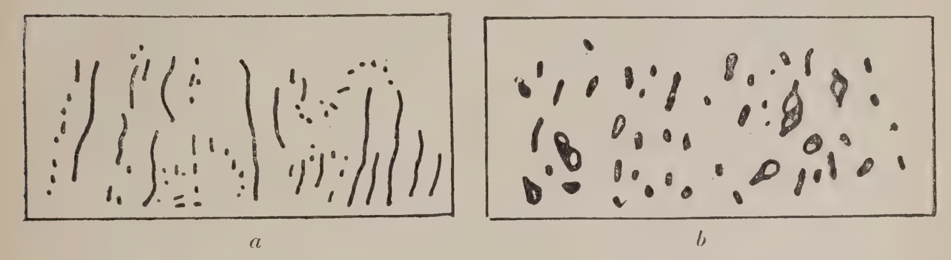


Fig. 2. — *a*, Chondriome du méristème de la racine de Pois ; *b*, Chondriome de la cellule apicale d'*Athyrium Filix femina* (grossis environ 1200 fois).

tenu vacuolaire, de sorte que le chondriome de cette partie de la racine ne peut être étudié que difficilement. On y trouve cependant un chondriome constitué par des bâtonnets plus ou moins allongés et épais suivant qu'ils élaborent de l'amidon ou non, et des mitochondries granuleuses.

Dans le parenchyme cortical et dans l'assise pilifère, les éléments mitochondriaux subissent des transformations notables. On assiste à un allongement sensible de leur taille, et leur activité élaboratrice va en croissant. Ces transformations deviennent de plus en plus nettes, au fur et à mesure que le méristème se différencie. Dans le cytoplasme peu vacuolisé de ces cellules (Pl. III, fig. 3) on observe alors des chondriocontes onduleux, tortueux, rassemblés de préférence autour du noyau, qui est de grande taille. Le trajet de chaque chondrio-

conte est interrompu par un ou plusieurs renflements, au milieu desquels se distingue une tache claire. Il s'agit de grains d'amidon en voie de formation (Pl. III, fig. 4). Mélangées à ces mitochondries, qui représentent les amyloplastides, se trouvent des mitochondries inactives de même forme, un peu plus grêles et de chromaticité un peu moindre. L'observation à un très fort grossissement est seule capable de mettre nettement en évidence les éléments constitutifs de cet amas mitochondrial qui paraît, à la première analyse, être constitué par des mitochondries toutes semblables. Dans les parties les plus externes de l'écorce, il arrive fréquemment que les amyloplastides seuls sont visibles, si l'on ne prend pas soin d'effectuer la régression à l'alun de fer avec beaucoup de précaution. Ils affectent là l'allure de gros plastides allongés, très vésiculeux, au sein d'un cytoplasme qui se vacuolise de plus en plus ; il se précipite à l'intérieur de ces vacuoles beaucoup de composés phénoliques. Il arrive fréquemment que ces derniers sont colorés en noir par l'hématoxyline ferrique, ce qui paraît surtout avoir lieu dans la coiffe. Cette coloration qui s'ajoute à la coloration jaune que prennent ces composés par le bichromate est très inconstante et n'est jamais spécifique. L'aspect de ces vacuoles est différent de celles de la cellule apicale non seulement par leur contenu phénolique, mais encore par leurs dimensions beaucoup plus petites et leurs formes arrondies, rarement ovales, qui n'ont rien d'analogue avec les formes mitochondriales. Ces composés phénoliques n'ont donc pas sûrement ici l'origine mitochondriale que leur ont attribué pendant un certain temps Guilliermond et Moreau dans les Phanérogames et Mirande dans les Cryptogames vasculaires.

Ces petites vacuoles des cellules du méristème pourraient résulter de la contraction des grosses vacuoles préexistantes dans la cellule apicale qui les a transmises, ou être des néoformations. Il est difficile de se prononcer, ici, pour l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Comme le parenchyme cortical, le cylindre central se différencie rapidement dans le point végétatif de la racine. Il est d'abord formé par des cellules rectangulaires, un peu plus allongées que celles des tissus voisins; le péricycle conservera cette structure cellulaire, alors que le reste du cylindre central évoluera en formant des cellules très longues.

Dans les parties les plus jeunes du cylindre central, on constate les mêmes éléments que dans les cellules du parenchyme cortical se trouvant au même stade évolutif : des chondriocontes ayant sur leur trajet un ou plusieurs grains d'amidon disposés en chaînes, des mitochondries non élaboratrices plus ou moins allongées en forme de bâtonnets ou à l'état de grains. Peu à peu les chondriocontes élaborateurs perdent leur amidon qui est résorbé (Pl. III, fig. 5). Le chondriome prend alors une allure filamenteuse enchevêtrée, avec çà et là seulement, de rares grains d'amidon, encore visibles. A ce stade toutes les mitochondries ont une allure tellement pareille, qu'il est impossible de séparer celles qui sont douées de la faculté élaboratrice de celles qui sont inactives. En effet, on voit des chondriocontes en train de résorber leur produit d'élaboration, d'autres qui l'ont déjà perdu, et d'autres encore qui paraissent être le résultat d'un allongement de certaines mitochondries inactives. Tous ces organites sont mélangés à des petits bâtonnets et à des grains possédant la même intensité de coloration. Il

semble cependant, ainsi que l'a déjà admis Mottier, que ce sont les filaments très allongés qui sont les plastides.

Cette évolution en filaments s'accuse de plus en plus si l'on examine les parties plus âgées du tissu. On trouvera dans ces cellules des chondriocontes très longs (Pl. III, fig. 6 et 7) et très flexueux. Ils s'observent de préférence autour du noyau, qui prend lui-même souvent la forme allongée de la cellule. Il est curieux de noter que ces chondriocontes très allongés, qui représentent les plastides, ont perdu leur chromaticité intense et ne fixent plus l'hématoxyline que faiblement. Çà et là, épars dans le cytoplasme, sont les mitochondries inactives qui paraissent n'avoir subi que des transformations peu considérables ou même nulles. Elles se distinguent maintenant des autres, abstraction faite de leur taille, par leur coloration plus foncée que celle des plastides. On assiste donc à une sorte de balancement dans la chromaticité des deux catégories d'éléments mitochondriaux : quand l'une perd de sa chromaticité, l'autre paraît la récupérer et inversement. Guilliermond a constaté un fait tout à fait analogue dans la racine de Pois.

Les mêmes faits se constatent dans le péricycle, mais ses cellules étant moins longues que celles du cylindre central, le chondriome conserve des allures qui paraissent s'adapter au cadre cellulaire. L'allongement des mitochondries y est donc bien moins considérable.

Le système vacuolaire des cellules du cylindre central évolue très lentement et possède, à son origine, des formes pseudo-mitochondriales filamenteuses. On remarque à leur intérieur, un ou plusieurs corps noirs, rencontrés déjà dans l'oosphère et que nous rencontrerons encore chez les Lycopodinées (Pl. III, fig. 8). On réussit surtout

à mettre ces formes pseudo-mitochondriales en évidence si l'on différencie beaucoup les préparations, opération qui fait disparaître la coloration d'un grand nombre de mitochondries. Ce sont ces formes pseudo-mitochondriales des vacuoles qui ont été prises à tort par Dangeard pour des formations correspondant au chondriome de la cellule animale.

Des fixations faites par le picro-formol nous ont montré que les plastides et les mitochondries sont détruits par ce liquide. Ces deux catégories d'organites ont donc une constitution chimique analogue. Il est par conséquent impossible d'affirmer qu'il s'agit d'éléments n'ayant aucune parenté entre eux.

Dans l'étude de la racine des Fougères, nous pouvons donc suivre avec beaucoup de précision l'évolution du chondriome et le comportement des plastides et des mitochondries inactives. Les premiers d'abord sous forme de bâtonnets, de grains et de courts chondriocontes, s'allongent dans les cellules du cylindre central en perdant leur produit d'élaboration, pour former avec les secondes, les mitochondries inactives, principalement en bâtonnets et grains, un chondriome qui est tout à fait semblable à celui que nous avons observé dans la cellule animale (Pl. III, fig. 4).

Si nous résumons l'évolution du chondriome dans la racine, il faut noter :

Dans la cellule apicale : mitochondries élaboratrices, qui sont des plastides, et mitochondries inactives se distinguant entre eux par une taille et une chromaticité légèrement différentes. Chondriome presque exclusivement granuleux et en courts bâtonnets.

Dans le parenchyme cortical : allongement sensible

des plastides et production très active d'amidon. Allongement minime ou nul des mitochondries inactives. On peut distinguer les deux catégories d'éléments à leur taille et leur chromaticité légèrement différentes.

Dans le cylindre central : allongement très considérable et disproportionné des plastides. Résorption de l'amidon. Coexistence de mitochondries inactives nettement visibles, s'allongeant peu et qui sont ici plus chromophiles que les plastides.

III. Étude cytologique de la tige des fougères. — Une deuxième cellule de l'embryon quadricellulaire formé aussitôt après la fécondation de l'oosphère est le point de départ de la tige d'une jeune Fougère.

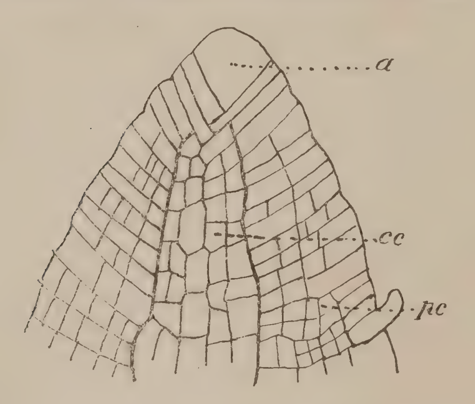


Fig. 3. — Coupe longitudinale du sommet d'une tige de Fougère (*Nephrolepis*) d'après Van Tieghem et Douliot (grossi 100 fois).

Le point végétatif de la tige des Cryptogames vasculaires porte à son sommet une grande cellule initiale (fig. 3 *a*) ayant la forme d'une pyramide triangulaire renversée, dont la base est convexe et tournée vers l'extérieur. Par des cloisonnement parallèles à ses trois faces latérales la cellule initiale donne naissance à trois séries de cellules, qui, par divisions ultérieures, formeront les segments foliaires, d'où dérivent tous les tissus de la tige. La cellule apicale ne se divise jamais par des cloisonnements parallèles à sa base.

Dans la cellule initiale, lorsque la tige souterraine est horizontale, comme chez *Pteris aquilina*, les trois faces planes de la pyramide sont remplacées par deux faces convexes, ce qui donne à cette cellule la forme d'un coin, dont une face est tournée vers le côté supérieur de la tige, l'autre vers le côté inférieur.

Nous avons étudié la tige de *Polypodium vulgare*, mais nous avons obtenu les plus beaux résultats, par l'observation méthodique de préparations de tige de *Pteris aquilina*. La méthode de Regaud, en général si constante et si fidèle, s'est révélée pour la tige, comme un mauvais procédé de fixation. Le liquide, essayé en particulier avec des tiges de *Polypodium*, durcit à un tel point ces organes, qu'il est impossible d'en obtenir des coupes permettant une étude détaillée. D'autre part, il favorise énormément la précipitation des composés phénoliques des vacuoles, qui masquent ainsi complètement le cytoplasme, ce qui rend l'étude de ce dernier fort difficile. Pour cette raison, nous nous sommes adressés à un autre fixateur, et pour avoir plus de chances de succès, aussi à un autre objet d'étude. C'est ainsi que nous avons recueilli les tiges souterraines de *Pteris aquilina*, dont la structure, tendre et délicate, malgré leur épaisseur, promettait une bonne pénétration du fixateur choisi, qui a été dans ce cas le formol commercial. Ce fixateur modère aussi la précipitation des composés phénoliques. Il nous a fourni de très belles préparations.

La cellule apicale que notre dessin (Pl. IV, fig. 5) représente en coupe oblique, passant par la base, ressemble beaucoup, au point de vue de sa structure cytologique, à la cellule initiale de la racine. Elle frappe l'œil de l'observateur par sa taille relativement grande et son

cytoplasme très vacuolisé, dépourvu d'un contenu apparent.

Le chondriome est composé de courts bàtonnets et de mitochondries granuleuses, disséminés dans tout le protoplasme, mais se maintenant de préférence autour du noyau. On trouve, parmi ces éléments, de nombreuses formes renflées et vésiculeuses, qui témoignent de leur active élaboration d'amidon. Cet hydrate de carbone est élaboré suivant le même mode que nous avons décrit dans la cellule apicale de la racine. Ces mitochondries sont accompagnées d'un certain nombre d'éléments inactifs de même formes, qui ne diffèrent des autres que par une taille légèrement plus petite et l'absence de tout produit d'élaboration visible. Il est impossible d'observer de différences dans leur degré de chromaticité. La répartition entre les éléments élaborateurs et inactifs est en général impossible ; cependant, tous les faits que nous connaissons par ailleurs, nous permettent d'en affirmer l'existence dans la cellule initiale.

Les cellules avoisinant à la cellule apicale montrent la même constitution cytologique. Ces cellules sont très petites et occupées presque en totalité par un noyau volumineux, qu'entoure un cytoplasme très dense. Un peu plus tard seulement, lorsque les tissus sont très nettement différenciés en parenchyme cortical d'une part, (fig. 3 PC) et cylindre central d'autre part (fig. 3 CC), interviennent des changements dans l'aspect du chondriome.

Dans le *parenchyme* cortical, dont les cellules du bord externe sont très allongées (Pl. IV, fig. 9), les mêmes éléments, plastides et mitochondries inactives, sont présents. On assiste à une transformation des éléments du chondriome ; une partie des mitochondries inactives qui

jusqu'ici étaient exclusivement sous forme de grains ou de bâtonnets s'allongent et prennent l'aspect de chondriocontes typiques, mais il subsiste encore quelques mitochondries granuleuses. Pendant ce temps, les plastides grossissent et prennent l'aspect de véritables amyloplastes arrondis ou de bâtonnets élaborant des grains d'amidon simples. Les amyloplastides sont donc représentés ici seulement par les éléments mitochondriaux en bâtonnets ou grains, alors que dans la racine ils affectaient surtout la forme de chondricontes. Les chondrioçontes qui se sont développés dans le tissu de la tige, ne se distinguent des plastides, que par leur forme très étirée, flexueuse, d'aspect fragile. Ils sont dispersés ainsi que quelques rares mitochondries granuleuses, sans ordre dans la cellule et en contraste frappant avec les jeunes plastides, qui eux, ont des formes rondes ou lenticulaires très nettes (Pl. IV fig. 11). La fixation au formol fait ressortir avec une admirable netteté ces deux catégories d'éléments mitochondriaux qui ont la même chromaticité.

Les mêmes organites se remarquent dans le parenchyme un peu plus âgé, mais ici, les mitochondries inactives, en plus de leur forme et de leur taille différentes de celles des plastides, sont un peu moins chromophiles que ces derniers. Cette diminution de la chromaticité paraît augmenter graduellement, de sorte que leur différenciation est rendue beaucoup plus difficile et que souvent les plastides seuls sont visibles. L'activité de la production d'amidon est considérable dans ces cellules (Pl. IV fig. 8). Il arrive fréquemment de pouvoir observer dans quelques cellules toute la formation de cet important hydrate de carbone. Les grains d'amidon formés grossissent de

plus en plus, prennent une forme ovoïde ou ronde à hile excentrique ou central et rappelle l'aspect des grains d'amidon que l'on observe dans le tubercule de pomme de terre (fig. 4)

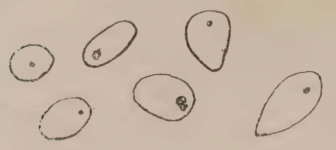


Fig. 4. — Grains d'Amidon de la tige de *Pterisa quilina* (grossis env. 900 fois).

Le *parenchyme stélique* est constitué par des cellules allongées. Dans les jeunes stades, toutes ces cellules stéliques sont semblables. On y distingue, à l'examen attentif, un cytoplasme très vacuolisé, le plus souvent dépourvu de composés phénoliques. Le chondriome y est sous forme de chondriocontes peu allongés, de bâtonnets et de grains (Pl. IV, fig. 7). L'élaboration de l'amidon est des plus active et s'effectue suivant le mode décrit dans l'étude de la racine des Fougères : sur le trajet de chondriocontes naissent des renflements qui grossissent en montrant d'abord à leur intérieur un point clair, représentant un petit grain d'amidon incolore : ces renflements ont ainsi l'aspect de vésicules qui grossissent peu à peu (Pl. IV fig. 10). Certaines mitochondries granuleuses sont donc douées de la même faculté élaboratrice. Il existe, en plus, de ces éléments, des mitochondries inactives ayant les mêmes formes que les précédentes, mais reconnaissables à leur taille un peu plus petite. Dans ces cellules, tous les éléments mitochondriaux fixent l'hématoxyline avec la même énergie.

Dans les *cordons procambiaux*, les amyloplastides résorbent leur amidon et s'allongent beaucoup. Souvent les chondriocontes qui en résultent ont l'aspect d'un amas de fils jeté au hasard dans le cytoplasme (Pl. IV, fig. 6). Presque toutes les mitochondries, plastides et

mitochondries inactives, subissent la même transformation et prennent l'aspect de chondriocontes. Par contre les cellules du parenchyme stélique (Pl. IV fig. 6, M) ne subissent pas de transformation aussi manifeste et la résorption de leur amidon s'effectue avec une lenteur manifeste. Alors que dans les éléments procambiaux, il y a des chondriocontes très longs et pour ainsi dire plus de grains d'amidon, le chondriome conserve presque, dans ces cellules du parenchyme stélique, l'aspect qu'il revêtait auparavant.

IV. Étude cytologique de la feuille des Fougères. — La troisième cellule de l'embryon quadricellulaire formé aussitôt après la fécondation de l'oosphère donnera naissance à la première feuille de la Fougère.

Dans un limbe développé, on trouve du parenchyme en palissade et du parenchyme lacuneux comme chez les Phanérogames. L'épiderme, qui présente des stomates, renferme ordinairement des grains de chlorophylle dans toutes ses cellules, alors que l'épiderme des feuilles des Phanérogames en est le plus souvent dépourvu.

La feuille des Cryptogames vasculaires s'accroit en grande partie ou en totalité aux dépens d'une cellule terminale.

Nous avons étudié la feuille de *Scolopendrium vulgare* et d'*Athyrium filix mas*. La méthode de Regaud n'a été fidèle que pour la fixation de la feuille différenciée. Elle a échoué dans l'étude des méristèmes, pour la raison que nous avons indiquée à propos de l'étude de la tige. Nous nous sommes donc encore adressés au formol.

En étudiant les jeunes stades des sporanges chez *Scolo-*

pendrium vulgare, nous avons eu l'occasion d'étudier la feuille développée, en coupes transversales.

Le tissu foliaire se présente sous la forme d'un parenchyme lacuneux, vert, grâce à la présence de grains de chlorophylle. Ces chloroplastes sont particulièrement gros et nombreux à la face supérieure du limbe. Leur taille diminue à la face inférieure et dans les cellules profondes du tissu. Sur coupes fixées et colorées, les choroplastes sont nettement visibles. Ils fixent l'hématoxyline en noir. Le cytoplasme est pauvre et à grandes vacuoles ; le fixateur y a précipité une grande abondance de composés phénoliques. Bien souvent il n'existe qu'une seule grosse vacuole par cellule.

Dans les cellules épidermiques des feuilles différenciées, on arrive à mettre en évidence un chondriome d'une netteté parfaite. Il existe dans le cytoplasme des chloroplastes, contenant des grains d'amidon composés. Ces grains diffèrent par leur aspect de ceux que l'on rencontre chez les Phanérogames. Contrairement à ce qui s'observe chez les Phanérogames, les grains d'amidon ont ici en effet une forme allongée et lenticulaire ou quelquefois bacillaire. A côté des chloroplastes, il existe des chondriocontes typiques, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses. Ces derniers éléments n'ont aucun rôle apparent et constituent ici la partie inactive du chondriome que nous avons déjà rencontrée dans tous les tissus étudiés. La différence de taille entre ces deux éléments mitochondriaux est ici poussée à l'extrême (Pl. VII, fig. 6).

Voyons maintenant quelle est l'origine de ces chloroplastes et quel est leur rapport avec les autres éléments du chondriome. Pour résoudre cette question, faisons

des coupes longitudinales à travers un point végétatif de fronde fixée par le formol.

Les cellules les plus jeunes du méristème renferment un gros noyau, et des vacuoles de petite taille, ovales, allongées ou rondes, remplies de composés phénoliques. Ces vacuoles sont, à l'origine, très petites, rondes, en bâtonnets, ou parfois filamenteuses et renferment un contenu phénolique qui souvent se colore en noir par l'hématoxyline. Elles donnent parfois l'illusion d'un chondriome. Dans le cytoplasme se détachent en noir des mitochondries en forme de bâtonnets et de grains. Tous ces éléments mitochondriaux sont absolument semblables (Pl. IV, fig. 1) et il est impossible de distinguer ceux qui plus tard doivent se transformer en chloroplastes ou rester à l'état de mitochondries inactives. Le chondriome paraît, à tous les points de vue, avoir la même valeur.

Cependant, en passant à l'observation des parties du méristème un peu plus âgées, des changements peuvent être observés : certains éléments mitochondriaux se sont allongés et sont devenus des chondriocontes (Pl. IV, fig. 2), en même temps qu'ils commencent à élaborer sur leur trajet de petits grains d'amidon. Ils existent à côté d'autres mitochondries qui paraissent étrangères à la fonction élaboratrice. Le même stade observé à un grossissement plus considérable, confirme avec plus de netteté encore ce début de transformation (Pl. IV, fig. 3). Plus tard, en même temps que le protoplasme se vacuolise, l'activité élaboratrice de certaines mitochondries devient de plus en plus manifeste (Pl. IV fig. 4). Les chondriocontes s'épaississent, deviennent vesiculeux à plusieurs endroits de leur trajet et ont l'allure des amyloplastides rencontrés dans le parenchyme cortical, déjà

un peu différencié, de la racine. Il s'agit ici en effet, pour la feuille, déjà de véritables chloroplastides qui, nous l'avons vu se sont différenciés à partir du chondriome, d'apparence tout à fait homogène des plus jeunes cellules. Groupés autour du noyau, ils ne laissent guère observer à cet endroit les autres éléments mitochondriaux ; ceux-ci sont au contraire particulièrement visibles au bord de la cellule. Ces mitochondries restent petites ; les chondriocontes inactifs sont rares. En les comparant dans ces cellules au chondriome du méristème de la figure 1, Pl. IV, on voit qu'elles ont conservé les formes qu'elles avaient dans ce méristème. Plus tard les diverses vésicules des chondriocontes élaborateurs se détachent de leur support en emportant chacun un fragment de substance mitochondriale et évoluent séparément pour devenir les gros chloroplastes, dont nous avons entretenu le lecteur au début de cette étude sur la feuille.

Dans l'épiderme inférieur se détachent nettement les cellules constituant les stomates. Elles offrent une évolution cytologique qu'il est très facile de suivre. D'abord on y trouve un chondriome dont les éléments paraissent tous avoir la même valeur ; puis, bientôt, il devient nettement décomposable en petits chloroplastides et en mitochondries inactives. Petit à petit, les premiers augmentent de volume (Pl. VII, fig. 2,3) et deviennent des chloroplastes typiques. Cette différenciation des éléments mitochondriaux se fait lentement, de sorte qu'il est souvent possible de rencontrer dans une seule cellule tous les stades de la transformation (fig. 5).

Dans les stades évolués, l'ensemble du chondriome est très difficile à mettre en évidence. Le stomate adulte

(Pl. VII, fig. 5) est gorgé de chloroplastes qui masquent les autres mitochondries. Ces plastes formés d'une mince écorce mitochondriale teinte en noir cerclant un globule amylacé incolore sont serrés fortement les uns contre les autres et remplissent toute la cellule en donnant à cette dernière une structure spongieuse, déjà signalée par Mirande dans les Characées.

Dans les cellules du cylindre central, on assiste à un allongement des éléments mitochondriaux semblable à

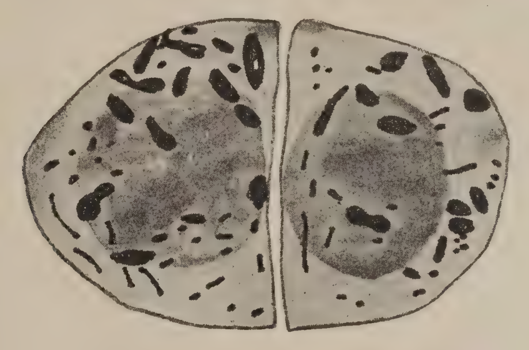


Fig. 5. — Jeune stomate de la feuille de *Scolopendrium vulgare* (grossi env. 1200 fois).

celui qui s'observe dans la racine. On remarque quelquefois les amas fusiformes de mitochondries décrits dans ces mêmes cellules par Pensa. Le formol paraît parfois fixer très fidèlement et sans contraction — ce qui est rare — le système vacuolaire de ces cellules. On y trouve beaucoup de formes filamenteuses, très allongées quelquefois très fines, à allures pseudo-mitochondriales ce qui est d'autant plus frappant que la substance contenue dans les vacuoles fixe quelquefois l'hématoxyline ferrique (fig. 6). Il arrive quelquefois que le système vacuolaire a l'aspect d'un réticulum qui fait penser au trophosponge de Holmgren. Il est facile de séparer ce

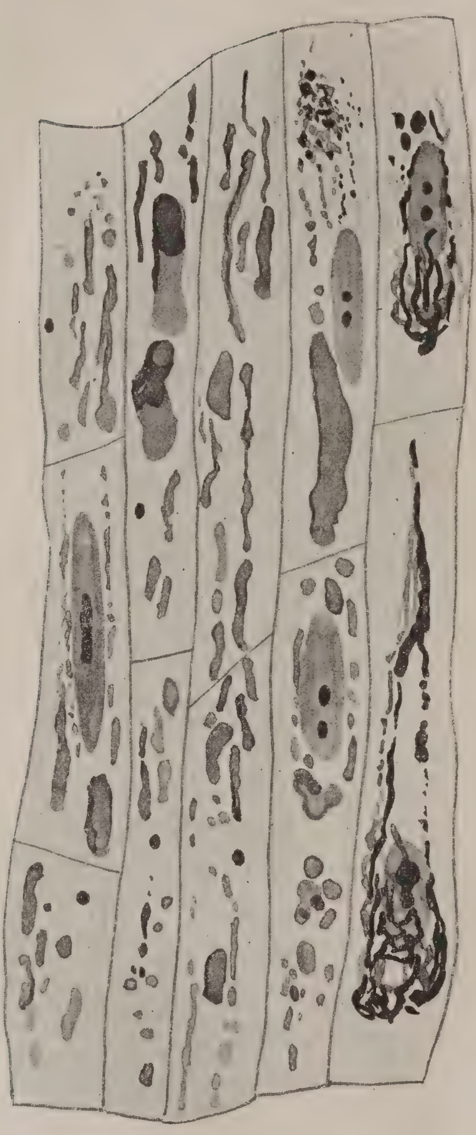


Fig. 6. — Système vacuolaire dans le méristème vasculaire d'une feuille d'*Athyrium Filix femina* (fixat. au formol) (grossi env. 1200 fois).

système vacuolaire des mitochondries qui sont presque toutes décolorées, si la différenciation à l'alun a été poussée très loin.

Au cours de cet exposé nous avons pu nous rendre compte d'une façon tout à fait rigoureuse que le chondriome des végétaux n'est pas un assemblage d'éléments de même valeur. L'étude des premiers stades du système foliaire des Fougères nous démontre que dans les plus jeunes cellules, il n'est pas possible de faire l'analyse du chondriome ce qui peut, on le conçoit, fausser l'interprétation de faits apparemment indiscutables.

L'étude cytologique de la feuille des Fougères n'a rien de particulier et ne diffère en rien de

celles que d'autres auteurs ont entreprises chez les Phanérogames.

Guilliermond, en vérifiant les résultats de Lewitsky sur le bourgeon foliaire d'*Elodea canadensis* décrit dans les

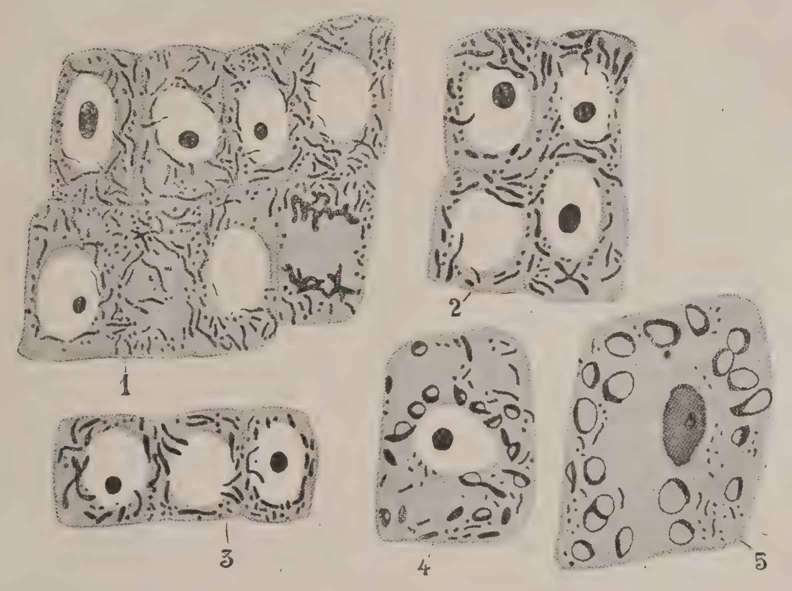


Fig. 7. — Formation des chloroplastes dans le point végétatif de bourgeon d'*Elodea canadensis* (d'après Guilliermond).

1. Méristème très jeune avec son chondriome. — 2, 3, 4. Formation des chloroplastes. — 5. Cellule différenciée contenant des chloroplastes définitivement constitués et des mitochondries inactives.

plus jeunes parties du méristème un chondriome tout à fait analogue évoluant suivant les mêmes règles que nous avons observées chez les Fougères.

V. Étude cytologique du sporange des fougères. — Lorsque le moment de la sporogénèse est venu chez la Fougère, une cellule de l'épiderme inférieur, située souvent au fond d'une crypte formée par l'indusie et le limbe proprement dit, se cloisonnera successivement pour donner le *pied* du sporange et un renflement terminal, composé

d'une cellule centrale et d'un certain nombre de cellules périphériques (fig. 8). La cellule centrale formera, par 4 bipartitions successives, les quatre cellules mères primordiales ainsi que trois assises d'autres cellules, dont la plus externe constituera la future assise mécanique et les deux autres, les assises nourricières. Chacune de ces cellules mères primordiales se divisera encore en 4 pour former les cellules mères des spores.

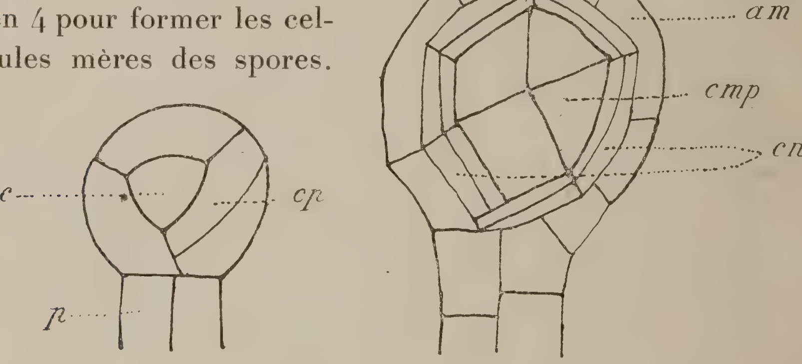


Fig. 8. — Développement d'un sporange de *Polystichum Filix mas*. A gauche : stade très jeune. A droite : les cellules mères et les assises nourricières sont formées (grossi 150 fois) (d'après G. Bonnier et Leclerc du Sablon).

Celles-ci prendront naissance par une dernière division des cellules mères.

Nous avons étudié au point de vue cytologique l'évolution du sporange, en prenant comme exemple *Scolopendrium vulgare*, *Asplenium Ruta muraria* et *Pteris aquilina*. Les sporanges recueillis à tous les stades, ont été fixés et colorés par la méthode de Regaud, qui donne d'excellents résultats.

Le sporange naît aux dépens d'une cellule épidermique possédant les caractères d'une cellule embryonnaire dans laquelle se trouvent des chloroplastes bien formés, mais

de petite taille. Le très jeune sporange (Pl. V, fig. 1) héritera donc de cette structure cytologique. En effet, à part un cytoplasme plus épais, moins vacuolisé et un gros noyau, on trouve dans ces cellules un assemblage mitochondrial formé, comme dans la cellule qui lui a donné naissance, par de petits chloroplastes, des bâtonnets et des grains. Il y a aussi des chondriocontes, mais ils paraissent rares. Les petits chloroplastes, dont l'examen vital confirme l'existence, élaborent de petits grains d'amidon composés. Par leur taille un peu plus grosse et leur chromaticité très accusées ils se distinguent nettement des mitochondries inactives (Pl. V, fig. 2). Nous observons donc ici, comme ce fut le cas dans les cellules des feuilles, les deux éléments distincts qui constituent le chondriome : les jeunes chloroplastes d'origine mitochondriale d'une part, et les mitochondries inactives d'autre part, reconnaissables par leur taille et de faibles différences de chromophilie.

Pendant les premiers stades évolutifs, c'est-à-dire jusqu'à la formation du pédicelle et du renflement terminal, ce chondriome caractérise invariablement le cytoplasme (Pl. V, fig. 3, 4). De nombreuses caryocinèses témoignent de la grande activité dont sont doués ces nouveaux tissus.

C'est maintenant que commence la différenciation du sporange proprement dit. Elle est accompagnée de transformations cytologiques importantes. Si on étudie une coupe à travers un sporange en voie de former ses cellules mères primordiales, on constate tout d'abord que, dans les cellules du pédicelle et de la future assise mécanique, les vacuoles contiennent, en grande abondance, un composé phénolique donnant des précipités jaunes avec la méthode de Regaud, et que l'hématoxyline

ferrique colore souvent en noir. Dans ces mêmes éléments cellulaires on constate la présence de chloroplastes, de petite taille, mais parfaitement constitués. Parfois ces derniers sont aussi lenticulaires, parfois arrondis, et souvent, surtout dans le pédicelle, allongés et réunis deux par deux ; cela leur donne, s'ils ne renferment que peu d'amidon, l'allure de gros chondriocontes. On constate encore ici l'existence de mitochondries inactives. Dans les cellules centrales, qui ont, au moment de leur naissance, le même chondriome que celui que nous venons de décrire, on assiste à de profondes transformations cytologiques ; les chloroplastes deviennent des chondriocontes typiques. L'étude de ce stade évolutif permet de suivre toutes les phases de cette régression du chloroplaste en chondrioconte. Issu d'une mitochondrie, ainsi que nous l'avons vu au cours de l'étude de la feuille, le chloroplaste redevient mitochondrie dans les cellules mères primordiales. Les cellules centrales du jeune sporange aussitôt formées (Pl. V, fig. 6), les chloroplastes qui s'y trouvent inclus à la suite des divisions cellulaires successives qui se sont opérées, résorbent petit à petit leur amidon, perdent leur pigment vert, prennent l'allure de fuseaux ou une forme arquée, et s'allongent un peu. Pendant la résorption de l'amidon, s'effectue parallèlement la régénération du support mitochondrial. Celle-ci terminée, les anciens chloroplastes sont devenus des chondriocontes typiques. Les figures 6 et 8 de notre planche V sont à ce sujet tout à fait démonstratives et méritent de nous arrêter un peu plus longuement. Nous voyons dans le cytoplasme des cellules centrales des chloroplastes bien constitués contenant de l'amidon (*c*). Ils sont encore dispersés dans toutes les régions cen-

trales. Certains d'entre eux sont en train de résorber complètement leur produit d'élaboration et ont l'allure de fuseaux ou d'arcs (*f*). Ils ne sont plus très éloignés du stade chondrioconte réalisé par d'autres chloroplastes complètement modifiés (*ch*). Le nombre de ces éléments ainsi transformés est variable, mais n'atteint pas la totalité des mitochondries. Une bonne part du chondriome revient en effet aux mitochondries inactives (*m*) qui sont des chondriocontes, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses n'ayant subi aucune transformation. Quelquefois, elles paraissent s'allonger quelque peu. A ce stade, elles sont particulièrement nettement séparables des plastides. Ces derniers conservent toujours une allure un peu plus raide ; ils sont aussi un peu plus gros que les mitochondries inactives et d'une chromaticité un peu supérieure. Ce sont là des caractères qui sont ici assez facilement constatables. (Pl. V, fig. 8).

Lorsque les cellules mères primordiales sont bien constituées, leur chondriome se présente donc sous la forme suivante :

Pédicelle et future assise mécanique : a) chloroplastes ; *b*) mitochondries inactives sous forme de chondriocontes, de bâtonnets et de grains.

Cellules centrales : a) chondriocontes et bâtonnets plus ou moins longs dérivant des anciens chloroplastes ; *b*) chondriocontes, bâtonnets et mitochondries granuleuses constituant la partie inactive du chondriome ne subissant aucune transformation apparente. Ces éléments se distinguent des anciens plastides par une taille plus fine et une chromaticité un peu plus faible.

Laissons maintenant de côté la future assise mécanique et occupons-nous du sort des cellules centrales.

Les cellules mères primordiales vont devenir des cellules mères. Au début de cette transformation (Pl. VI, fig. 1), le chondriome reste le même que celui dont ces nouvelles cellules dérivent, mais très rapidement les cellules mères s'individualisent et en même temps leur chondriome subit un sectionnement général de ses éléments en bâtonnets et grains (Pl. VI, fig. 2). Parmi ces mitochondries qui entourent ainsi le gros noyau de la cellule-mère, on en distingue certaines qui sont plus grosses et plus colorées que les autres. Ce sont là sans doute celles qui proviennent du sectionnement des chondriocontes provenant des plastides. On peut donc admettre que ce sont les anciens chloroplastes (Pl. VI, fig. 5).

Les cellules mères contiennent dans leur cytoplasme quelques petites vacuoles.

A ce stade évolutif, les cellules de l'assise nourricière ont encore conservé un chondriome composé principalement de chondriocontes (Pl. VI, fig. 2), parmi lesquels les anciens chloroplastes sont reconnaissables à leurs caractères habituels (Pl. V, fig. 6). Des chondriocontes, des bâtonnets et des grains mitochondriaux inactifs accompagnent ces éléments allongés.

Les cellules mères n'ont plus qu'à se diviser, encore une fois en quatre pour devenir des spores. Les jeunes spores ainsi formées sont des cellules triangulaires ayant une face courbe. Elles sont disposées d'abord quatre à quatre, puis plus tard sans ordre, dans l'assise nourricière qui leur donnera les moyens de grandir et de devenir des spores parfaites. Au point ds vue cytologique, ce stade nous révèle un chondriome entièrement granuleux (Pl. V, fig. 3). Les mitochondries sont en nombre incalculable et remplissent tout le cytoplasme

de la jeune spore et de l'assise nourricière. Ça et là s'observent de petits bâtonnets, mais ceux-ci sont très rares. Il est fort probable que ce chondriome renferme les deux éléments mitochondriaux, mais il est impossible de les reconnaître. Nous croyons cependant pouvoir admettre que les chloroplastes se perpétuent avec les mitochondries inactives.

Quoi qu'il en soit, la question paraît résolue, lorsqu'on examine la spore. Malheureusement, il est fort difficile de faire des coupes à travers ces cellules à cause de leurs membranes très résistantes qui compromettent souvent aussi la fixation. Enfin, la différenciation ne s'effectue pas toujours selon le désir de l'observateur. En faisant beaucoup de coupes, on arrive cependant à se faire une image exacte du chondriome de la spore (Pl. VI, fig. 4) qui est composé de bâtonnets et de mitochondries granuleuses. Certains éléments parmi cet assemblage sont plus gros que les autres ; il s'agit là des anciens chloroplastes qui se sont déjà légèrement différenciés, ils ont subi au cours de la maturation de la spore un allongement et un épaississement, peu considérables, il est vrai, mais très nets.

Ce mouvement évolutif a été suivi par les mitochondries inactives qui se présentent ici, comme dans toutes les autres cellules, avec leurs caractères distinctifs.

L'étude de la germination des spores nous montre que le pigment chlorophyllien naît immédiatement avant l'éclatement des membranes et est porté par des plastes bien constitués qui se sont sans doute formés aux dépens de cette catégorie de mitochondries prédestinées à évoluer en plastides, et dont le cycle parcouru chez la Fougère est si curieux. Disparus au moment de la formation des cellules mères primordiales, les chloroplastes appa-

raissent de nouveau au moment de la germination de la spore après avoir passé par le stade de mitochondries typiques.

Le tube germinatif qui sort de la spore est déjà un prothalle; il nous amène donc au point de départ de notre étude sur les Fougères.

Pendant toute notre étude sur l'évolution du sporange, nous ne nous sommes, pour ainsi dire, pas occupés des cellules qui se différencient pour devenir l'assise mécanique.

Lorsque, au stade des cellules mères primordiales, l'ébauche de l'assise mécanique est définitivement fixée, les cellules qui la constituent contiennent, comme le pied du sporange, des chloroplastes lenticulaires et arrondis et des mitochondries inactives sous forme de bâtonnets et des grains. Les vacuoles du cytoplasme sont remplies de composés phénoliques qui se colorent souvent en noir par l'hématoxyline ferrique.

Les chloroplastes se retrouvent encore pendant le stade des cellules mères, mais peu à peu, ils disparaissent complètement par résorption.

Jetons un coup d'œil d'ensemble sur les transformations successives que subit le chondriome au cours de la formation du sporange et, pour plus de clarté, essayons d'en dresser un schéma :

1° Cellules épidermiques donnant naissance aux sporanges :

Cytoplasme renfermant :
- a) *Chloroplastes :* structure typique et de petite taille.
- b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets plus ou moins allongés, grains et chondriocontes.

2° Très jeunes sporanges :

Cytoplasme renfermant :
- a) *Chloroplastes :* structure typique et de petite taille.
- b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets plus ou moins allongés, grains et chondriocontes.

3° Cellules mères primordiales :

- **Cellules centrales :** Cytoplasme renfermant :
  - a) *Chloroplastes :* Perte du pigment chlorophyllien, résorption de l'amidon, régénération du support mitochondrial et transformation en chondriocontes.
  - b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets plus ou moins allongés, grains et chondriocontes (les chondriocontes s'allongent quelquefois).
- **Assises nourricières.** Cytoplasme : Même constitution cytologique que les cellules centrales : chondriocontes (anciens chloroplastes) et mitochondries inactives sous toutes les formes.

4° Stade cellules mères :

- **Cellules mères :** Cytoplasme renfermant :
  - a) *Chloroplastes :* bâtonnets et grains résultant de la segmentation des chondriocontes issus du stade 3° a.
  - b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets et grains résultant de la segmentation des éléments du stade 3° b.
- **Assises nourricières.** Cytoplasme : Même constitution que dans le stade 3°.

5° Stade jeunes spores :

- **Jeune spore.** Cytoplasme renfermant :
  - a) *Chloroplastes :*
  - b) *Mitochondries inactives :*
  - Grains et très courts bâtonnets sans distinction possible entre eux.
- **Assises nourricières.** Cytoplasme renfermant :
  - a) *Chloroplastes :*
  - b) *Mitochondries inactives :*
  - segmentat. en grains de tous les éléments mitochondriaux transmis par le stade cellules mères.

6° Stade spore mûre :

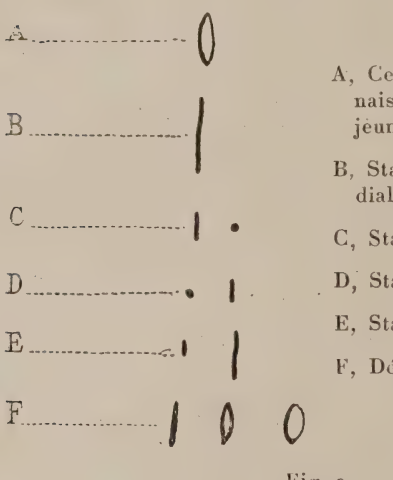
- Cytoplasme renfermant :
  - a) *Chloroplastes :*
  - b) *Mitochondries inactives :*
  - bâtonnets et grains.

7° Germination :

- Cytoplasme renfermant :
  - a) *Chloroplastes :* les bâtonnets et les grains du stade 6° s'allongent, se rechargent du pigment vert perdu au stade cellules mères primordiales et redeviennent chloroplastes typiques.
  - b) *Mitochondries inactives :* bâtonnets et grains, plus tard encore des chondriocontes.

Pendant toute cette évolution, excepté pendant le stade 5, les mitochondries inactives se distinguent des plastides par leurs dimensions un peu plus petites (il y a disproportion énorme lorsque les plastes sont évolués), et souvent aussi par leur chromaticité un peu plus faible envers l'hématoxyline ferrique.

TABLEAU MONTRANT LES DIVERSES PHASES DE TRANSFORMATION D'UN CHLOROPLASTE PENDANT L'ÉVOLUTION DU SPORANGE



A, Cellule épidermique donnant naissance au sporange et très jeune sporange.

B, Stade cellules mères primordiales.

C, Stade cellules mères.

D, Stade jeune spore.

E, Stade spore mûre.

F, Début de la germination.

Fig. 9.

On sait que le développement du sporange des Fougères rappelle celui d'une anthère de Phanérogame. Guilliermond, en étudiant l'évolution du chondriome, pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*, a vu que, dans le cytoplasme des cellules qui procédaient à ces transformations, existaient deux catégories d'éléments mitochondriaux : des amyloplastides et des mitochondries inactives possédant les mêmes caractères distinctifs que ceux dont nous avons parlé au cours de l'étude de l'évolution du sporange.

II. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES EQUISÉTINÉES (Pl. VIII, IX et X).

Les types étudiés se rapportent au genre *Equisetum* : *Equisetum arvense et Equisetum limosum.*

Les divers organes de ces Végétaux ont été introduits dans le liquide fixateur de Regaud, aussitôt après avoir été récoltés. Ce procédé de fixation donne de si beaux résultats, qu'il n'est pas nécessaire de s'adresser à d'autres liquides. Nous avons cependant essayé le formol, mais avons obtenu des fixations très inférieures à celles que l'on obtient par la méthode de Regaud. Par la méthode au formol, le cytoplasme se coagule violemment, se colore avec beaucoup plus d'énergie qu'avec les autres procédés, ce qui rend la différenciation du chondriome très difficile à réaliser et toujours peu nette.

I. Étude cytologique de la racine des Equisetum. — La racine des Equisétinées montre la même structure anatomique que celle des Fougères.

La *cellule apicale*, par son volume et sa forme triangulaire, frappe l'œil aussitôt que l'on étudie une coupe longitudinale médiane faite à travers un point végétatif. Comme celle des Fougères, elle est très vacuolisée ; de nombreux trabécules protoplasmiques relient le cytoplasme pariétal au noyau qui est de taille relativement petite (Pl. VIII, fig. 6).

Le chondriome de cette cellule est formé par des bâtonnets quelquefois un peu allongés, qui ne présentent pas toutefois le caractère de véritables chondriocontes, et par des mitochondries granuleuses. Certains de ces organites offrent une ou deux vésicules représentant des grains d'amidon élaborés. Ce sont donc de petits plastides.

D'autres mitochondries ne paraissent pas douées de cette faculté élaboratrice et constituent, avec les petits plastides, le chondriome. Il est très difficile de distinguer les mitochondries inactives des plastides contrairement à ce qu'il nous a été aisé de faire lors de l'étude de la cellule apicale de la racine des Fougères.

Cependant, à l'aide d'un très fort grossissement (Pl. VIII, fig. 4), on arrive à distinguer les jeunes plastides des mitochondries inactives. Ces dernières sont caractérisées par des dimensions très légèrement plus petites. Il est impossible de constater une différence de chromaticité entre ces deux catégories d'éléments.

Les éléments cellulaires qui entourent immédiatement la cellule initiale possèdent encore un chondriome tout à fait identique à celle-ci (Pl. VIII, fig. 1). Ce n'est que lorsque les différents tissus du méristème se sont individualisés que l'on constate parallèlement des changements cytologiques.

Dans le *parenchyme cortical*, au début de sa formation, on assiste à un allongement de la plupart des éléments mitochondriaux. Certains sont devenus des chondriocontes fins et flexueux, tels que nous en avons rencontré dans le stèle des Fougères ; ce sont surtout les mitochondries inactives qui ont subi cette transformation. En même temps, ces dernières perdent beaucoup de leur chromaticité et se distinguent avec une admirable netteté des plastides qui restent colorés en noir foncé, et sont le plus souvent vésiculeux et bien plus courts. Parmi les deux catégories d'éléments mitochondriaux, on trouve encore des bâtonnets et des grains. Les éléments inactifs paraissent dominer en nombre sur les autres (Pl. VIII, fig. 2).

La différence de coloration entre les mitochondries inactives et les plastides s'observe déjà remarquablement bien avec un grossissement habituel. Examinée à un fort grossissement (Pl. VIII, fig. 5), l'aspect des mitochondries peut être étudié en détail. Les jeunes amyloplastides se présentent sous forme de grains et de bâtonnets, de tailles assez grosses, à l'extrémité ou au milieu desquels se trouve une petite vésicule formée par un petit grain d'amidon non coloré par l'hématoxyline. Le grain, complètement enveloppé par la substance mitochondriale, prend plus tard l'aspect d'une grosse vésicule. Quelquefois, la formation de l'amidon se répète deux ou

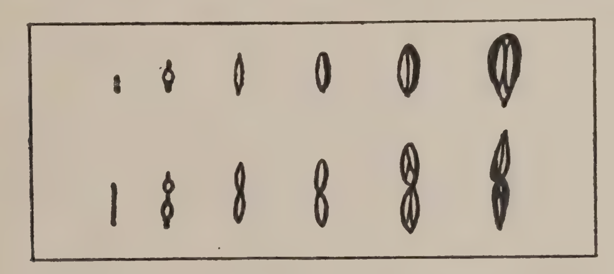


Fig. 10. — Évolution des amyloplastes dans la racine d'*Equisetum*.

trois fois sur le trajet du plastide, ce qui donne d'abord à cet organite, une allure noueuse, puis de chapelet. Les mitochondries inactives, au contraire, ne présentent jamais de vésicules.

Dans les cellules les plus externes du parenchyme cortical, la différenciation des deux catégories d'éléments mitochondriaux est poussée à l'extrême. Le cytoplasme de ces cellules ne contient souvent qu'une seule vacuole. Les jeunes amyloplastides, sous forme de bâtonnets ou de grains vésiculeux, ont grossi considérablement et sont devenus des amyloplastides typiques. Ils sont maintenant

piriformes, cunéiformes, contenant un grain d'amidon composé. Quelquefois ils ont la forme d'une haltère dont les deux renflements sont occupés par un grain d'amidon (fig. 10). Il arrive fréquemment que l'observateur a la chance de trouver, dans une seule de ces cellules, tous les stades de la différenciation des plastides (Pl. VIII, fig. 3).

Dans ces mêmes cellules se trouvent, à côté des amyloplastes bien constitués, des mitochondries inactives, sous forme de bâtonnets et de grains. Les chondriocontes allongés et flexueux du parenchyme semblent avoir disparu, sans doute à la suite d'une segmentation. Ces mitochondries inactives ont récupéré leur capacité de fixer énergiquement l'hématoxyline ; elles apparaissent de nouveau teintes en noir foncé, comme dans la cellule apicale ; elles ne se distinguent donc des amyloplastides que par une différence de taille très marquée.

Dans le *cylindre central*, nous assistons, comme chez les Fougères, à la résorption de l'amidon des plastides et à un allongement considérable de tous les éléments mitochondriaux.

La *coiffe* contient dans ses cellules les mêmes éléments mitochondriaux que le parenchyme cortical : des bâtonnets plus ou moins allongés et des mitochondries granuleuses existant à côté de jeunes plastides. Les composés phénoliques paraissent ici bien moins abondants que chez les Fougères, ce qui permet de voir le chondriome de ces cellules avec assez de facilité.

II. Étude cytologique de la tige des Equisetum. — La méthode de Regaud conserve admirablement le chondriome de cet organe. Une coupe longitudinale, à travers

un jeune bourgeon de tige, montre, au microscope, un cône végétatif avec des nœuds latéraux qui porteront des rameaux recouverts par des écailles.

Ces ramifications de la tige sont particulièrement favorables à l'étude cytologique. Dans toutes les cellules de ce méristème, on observe des bâtonnets et des mitochondries. Tous ces éléments sont de même taille et de même intensité de coloration (Pl. IX, fig. 1) occupant un cytoplasme parsemé de petites vacuoles. Ils se groupent de préférence autour du noyau, le long des parois et autour des vacuoles. Les plus forts grossissements accusent une parfaite homogénéité dans ce chondriome qui rappelle celui que l'on rencontre dans la gemmule de Ricin et qui a été si bien décrit par Guilliermond : ici aussi ce sont des bâtonnets et des grains de mêmes dimensions, de même allure et de même intensité de coloration.

Il est cependant très probable que dans ce méristème de la tige, il existe aussi des mitochondries prédestinées à se transformer en chloroplastes. L'examen attentif des divers stades d'une jeune tige nous montre, en effet, bientôt, une différenciation des éléments mitochondriaux. Lorsque ce jeune rameau sera plus âgé, certaines de ces mitochondries procèderont à une élaboration d'amidon peu intense, mais cependant très nette. En même temps, tous les éléments mitochondriaux se sont allongés ; il n'est pas difficile de constater que ce sont les mitochondries inactives chez lesquelles cet allongement se manifeste le plus.

En observant une coupe médiane à travers un bourgeon latéral de tige, un peu plus évoluée, on constate : dans la cellule initiale, des bâtonnets et des grains, quelques fois des chondriocontes. Les bâtonnets et les grains

paraissent un peu plus chromophiles et légèrement plus gros que les chondriocontes. Il est permis, en prenant en considération les résultats acquis lors de l'étude des Fougères, d'affirmer qu'il s'agit là des futurs chloroplastides. Dans les autres parties du jeune méristème, on observe une formation d'amidon aux dépens des bâtonnets qui se sont parfois un peu étirés et des mitochondries granuleuses, suivant les procédés classiques. Plus tard, ces amyloplastides deviennent des chloroplastides typiques qui coexisteront avec des éléments mitochondriaux inactifs.

Les mêmes phénomènes s'accomplissent dans les écailles qui entourent le jeune bourgeon ; il en est de même dans le corps principal de la tige, mais l'évolution du chondriome est ici plus difficile à suivre.

Dans les éléments vasculaires, l'amidon est résorbé et les amyloplastides, qui lui donnaient naissance, se sont très allongées pour former le peloton de filaments enchevêtrés, caractéristique des tissus stèliques des Cryptogames vasculaires. On retrouve toujours les mitochondries inactives, mais leur distinction n'est plus possible. Elles ne paraissent cependant pas, comme les amyloplastides, subir de transformations aussi profondes.

En résumé, nous avons vu dans la tige des Equisétinées, ce que nous avons déjà constaté dans les Fougères : un chondriome composé de mitochondries prédestinées à évoluer en chloroplastides et des mitochondries n'ayant pas de rôle apparent. Ces deux catégories d'éléments sont quelquefois impossibles à distinguer ; dans d'autres cas, on peut les distinguer par leurs dimensions et leur degré de chromaticité.

La *feuille*, étant issue de la tige, il est à présumer

qu'elle possède la même structure cytologique que l'organe qui lui a donné naissance. L'étude confirme cette supposition. Dans les cellules du méristème, la distinction entre plastides et mitochondries inactives est impossible. Dans les cellules plus évoluées il y a active élaboration d'amidon, mais la distinction des plastides des autres éléments du chondriome reste toujours très malaisée.

III. Étude cytologique du sporange des Equisetum. — Les sporanges d'*Equisetum* sont situés sur le pourtour

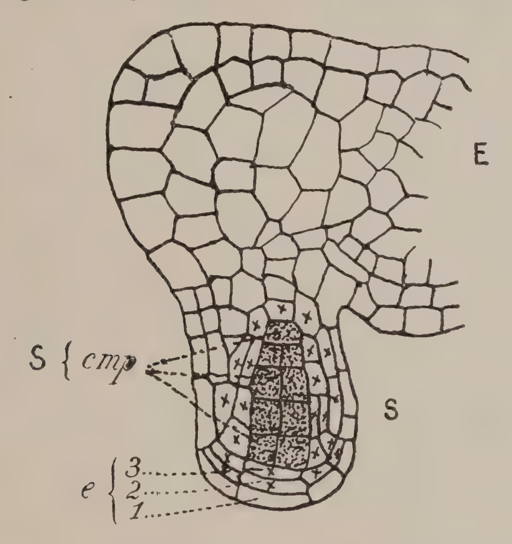


Fig. 11. — Coupe d'une jeune feuille sporifère d'*Equisetum arvense*.

E, limbe en écusson. — S, jeune sporange. — *e*, cellules épidermiques qui se sont divisées en trois assises 1, 2 et 3 ; les cellules marquées d'une croix forment les assises nourricières. — *cmp*, cellules mères primordiales des spores formées par une cellule sous-épidermique S. (Grossi 200 fois) (d'après Bonnier et Leclerc du Sablon).

de feuilles modifiées en forme d'écusson. A la face inférieure de ces écussons, se forme un renflement constitué par un groupe de cellules qui est l'ébauche du futur sporange. Les cellules épidermiques se divisent de façon à former trois assises, dont la plus externe constituera la

paroi du sporange adulte, tandis que les autres formeront les assises nourricières entourant les cellules dont l'évolution aboutira à la formation des spores (fig. 11).

Si nous considérons que le sporange naît très près du méristème aux dépens de feuilles encore embryonnaires qui se modifient, nous comprendrons qu'il possède nécessairement la même structure que le méristème dont il dérive et nous pourrons concevoir que le chondriome de ces cellules doit se rapprocher beaucoup de celui du méristème foliaire que nous avons déjà étudié. En effet, une coupe à travers un très jeune sporange d'*Equisetum limosum*, de deux à trois millimètres de longueur, montre dans les tous premiers stades un tissu entièrement constitué par du méristème, dont le cytoplasme présente un chondriome identique à celui que l'on met en évidence dans un méristème de Phanérogame. Ce sont donc des chondriocontes, parfois très allongés, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses. En examinant les cellules de ce jeune sporange en allant du centre à la périphérie de l'écusson, on constate, que, peu à peu, un certain nombre de mitochondries deviennent plus chromophiles, s'allongent un peu et s'épaississent. Puis il se forme au bout ou sur le trajet de ces organites, des renflements qui leur donnent un aspect de fuseaux ou d'haltère ; ces renflements grossissent, finissent par s'isoler et évoluer séparément en chloroplastes typiques. Mais ces chloroplastes, pourtant bien constitués, sont toujours petits, et conservent leur forme allongée qui trahit leur origine mitochondriale. Nous avons dit tout à l'heure, que toutes les mitochondries ne se transforment pas. Une partie d'entre elles paraissent en effet rester inactives. Ces mitochondries inactives peuvent dès lors facilement être distinguées

des plastes, mais cette distinction ne pouvait être faite dans les cellules où les plastides ne s'étaient pas encore différenciés des autres mitochondries.

Au bout d'un certain temps se formeront les cellules mères primordiales des spores (Pl. IX, fig. 2 et 5).

Dans les cellules mères primordiales des spores, on observe de très beaux chondriocontes, des bâtonnets de toutes les tailles et des mitochondries granuleuses. Mais il n'est pas encore possible de constater des différences d'épaisseur ou de chromacité parmi les éléments de ce chondriome qui paraît encore absolument homogène (Pl. IX, fig. 4).

Le même chondriome s'observe dans le protoplasme des assises nourricières et de la future assise mécanique.

Nous constatons, ici déjà, une différence cytologique notable entre l'évolution du sporange des Fougères et celui des Equisétinées. Chez les Fougères, la future assise mécanique, renferme déjà au stade cellules mères primordiales des chloroplastes qui existent jusqu'à la maturation du sporange ; ces chloroplastes chez les Fougères sont ceux qui ont été transmis par le très jeune sporange, lequel en contenait dans toutes ses cellules. De plus chez les Fougères, cette assise cellulaire contient des vacuoles gorgées de composés phénoliques qui manquent totalement au stade correspondant d'*Equisetum*. Ce composé phénolique ne semble envahir jusqu'à présent que les assises cellulaires les plus externes de l'écusson. A la fin de l'évolution des cellules mères primordiales, les éléments du chondriome de ces cellules ont une tendance à se segmenter. Cette modification ne paraît porter surtout que sur les longs chondriocontes.

Bientôt les cellules mères sont constituées. Au début

de leur formation, elles présentent le chondriome hérité des cellules mères primordiales, mais bientôt, à la fin de ce stade, la segmentation des chondriocontes s'accuse de plus en plus, de sorte que le cytoplasme de la cellule mère ne renferme plus que des bâtonnets et des mitochondries granuleuses (Pl. X, fig. 2). Examinées à un fort grossissement (Pl. X, fig. 3), les cellules mères permettent la distinction des plastides et des mitochondries inactives d'après leurs caractères habituels. Certaines mitochondries commencent à élaborer des grains d'amidon et sont des petits plastides.

En même temps que les cellules mères se forment, les vacuoles semblent se rétrécir pour ne laisser finalement à leur place qu'un corpuscule coloré en noir, par l'hématoxyline et entouré d'une auréole claire (Pl. X, fig. 25)[1].

Ces vacuoles, qui ont des formes pseudo-mitochondriales sont surtout disposées autour du noyau qui se trouve très souvent au stade spirème. Elles paraissent à ce moment très contractées. Il est difficile de savoir si ces petites vacuoles contenant ce corps coloré, résultent vraiment de la contraction des vacuoles préexistentes, ou si elles sont des néoformations.

La spore définitivement formée est ronde : elle contient des chloroplastes visibles à l'examen vital. Son chondriome fixé est constitué par des organites lenticulaires, arqués, arrondis, allongés, montrant des formes de division (Pl. X, fig. 6, 7 et 8). Certains de ces éléments ont

1. Dans les cas extrêmement rares, l'auréole hyaline entourant ses formes vacuolaires pseudo-mitochondriales manque. La différence très grande de dimension qui existe entre elles et les mitochondries permet cependant de les distinguer avec précision des mitochondries qui sont en effet toujours beaucoup plus petites.

déjà élaboré un grain d'amidon visible et sont relativement très gros. Il est fort probable que ce sont là les chloroplastes quel'on avait déjà décrits dans la spore des Equisétinées. Ces chloroplastes résulteraient de la croissance des mitochondries prédestinées à cette fonction, que nous avions déjà constatées dans les cellules mères. Dans la spore mûre coexistent, à côté des plastes, des éléments mitochondriaux plus petits en forme de bâtonnets et de grains ; ce sont les mitochondries inactives. Ces dernières ne peuvent être mises en évidence que difficilement, car la différenciation du cytoplasme de la spore par l'alun de fer n'est pas facile à obtenir et échoue souvent.

En résumé, l'étude cytologique de la formation du sporange nous révèle la coexistence dans le protoplasme de deux catégories de mitochondries constituant le chondriome : les mitochondries destinées à évoluer en chloroplastes et les mitochondries que nous avons toujours appelées inactives, vu que l'on ignore encore leur rôle précis. Il n'est pas toujours possible de faire la distinction entre ces deux sortes d'organites. En résumé l'étude cytologique de l'évolution du sporange des Equisétinées nous révèle :

1° *Dans l'écusson : a)*, une partie externe, dans les cellules de laquelle on peut suivre toute la genèse des chloroplastes, qui coexistent à côté de mitochondries inactives.

b) Une partie interne destinée à évoluer en sporange, dans les éléments cellulaires de laquelle on rencontre un chondriome de valeur tout à fait homogène.

2° *Dans les cellules mères primordiales* : le chondriome paraît être tout à fait homogène, aucune distinction n'étant possible entre les chondriocontes, les bâtonnets et les grains qui le constituent.

3° *Dans les cellules mères* : sectionnement des éléments mitochondriaux en bâtonnets et en grains. Les futurs plastes sont plus gros et plus chromophiles que les mitochondries qui resteront inactives. Le système vacuolaire se transforme corrélativement.

4° *Dans la spore :* les mitochondries prédestinées à devenir des plastes sont devenues des chloroplastes typiques qui coexistent avec les mitochondries inactives, sous forme de bâtonnets et de grains.

III. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES LYCOPODINÉES (PL. VII).

Les objets d'étude nous ont été fournis par deux espèces du genre *Selaginella*, *S. emelliana* et *S. Watsoniana*, qu'il est facile de se procurer chez les fleuristes.

Les divers organes intéressants au point de vue cytologique ont été séparés de la plante par scission et fixés au liquide chromo-formolé de Regaud, qui nous a, encore dans ce cas, donné les meilleurs résultats. Nous avons également essayé des fixations au formol et au liquide de Flemming. Ces dernières méthodes ne nous ont pas donné de résultats très favorables et se sont toujours montrées inférieures à la méthode de Regaud. La fixation au formol rend, après coloration à l'hématoxyline ferrique, la différenciation à l'alun de fer très difficile, très irrégulière et, par conséquent, peu nette. L'acide osmique de la méthode de fixation de Flemming ne pénètre pas toujours assez rapidement dans les cellules pour conserver fidèlement le protoplasme. Cette dernière méthode nous a cependant rendu quelques services, car elle permet de séparer les divers éléments figurés du cytoplasme.

L'étude cytologique systématique des Sélaginelles est,

du fait qu'une bonne fixation est relativement difficile à obtenir, déjà malaisée. A cette difficulté, s'ajoute celle de la structure même de ces Végétaux, car les cellules des points végétatifs sont très petites et possèdent de nombreuses et très petites vacuoles à contenu colorable par la méthode de Regaud qui compliquent beaucoup l'interprétation. Il nous a paru que, pour faire une bonne étude de ces Selaginelles, il fallait avant tout pratiquer des coupes aussi fines que possible.

Le méristème d'un point végétatif d'une *tige* aérienne (Pl. VII, fig. 11) se présente comme un tissu, à contours terminal en forme de calotte, composé de cellules très petites. Ces éléments cellulaires fixent avec énergie l'hématoxyline ferrique. Dans le cytoplasme se distingue un noyau de grande taille, occupant presque tout le volume de la cellule ; il est pourvu de nucléoles en nombre variable. Sur une partie de sa périphérie, on observe un corps noir, d'assez grosse taille, ayant la forme d'un croissant. C'est là le chloroplaste unique, qui se trouve dans chaque cellule du méristème, qui a été bien décrit récemment par Dangeard, et qui était déjà connu depuis les travaux de Sapehin. Ce chloroplaste reste étroitement accolé au noyau. Dans les cellules un peu plus âgées, il s'étire un peu, prend la forme d'haltère et se divise. Il est facile d'observer les stades de cette division. C'est par ce procédé que la cellule mère le transmet à la cellule fille, lors de la caryocinèse. Au fur et à mesure que le tissu vieillit, le nombre des plastides augmente proportionnellement, par suite de divisions répétées du plastide primitivement unique, en se maintenant entre six et huit par cellule. En même temps, les plastides perdent leur forme semi-lunaire ou de croissant, grossissent considérablement et

s'arrondissent, pour devenir des chloroplastes typiques (Pl. VII, fig. 12). Les cellules grandissent également et prennent les dimensions et l'aspect ordinaires.

A côté du chloroplaste unique des cellules du méristème qui représente ici à lui seul les nombreux plastides que nous avons rencontrés dans les méristèmes des autres Cryptogames vasculaires, existent encore des mitochondries granuleuses. C'est sous cette forme exclusivement granuleuse que les mitochondries inactives se présentent dans le méristème de la tige. Il est ici fort difficile, sinon impossible, de distinguer ces mitochondries granuleuses du système vacuolaire. Celui-ci est en effet constitué par un très grand nombre de très petites vacuoles, renfermant à leur intérieur un petit corpuscule colorable comme les mitochondries et de la même dimension que ces dernières. Comme les cellules sont très petites et que la partie hyaline de la vacuole n'est pas très apparente ou même parfois absente, il est presque impossible de les distinguer des mitochondries granuleuses. Au contraire, dans les tissus plus différenciés, la distinction entre les vacuoles et les mitochondries devient très facile. Pendant cette évolution, certains éléments mitochondriaux se sont allongés (Pl. VII, fig. 12) pour prendre la forme de bâtonnets, coexistant à côté des chloroplastes. La chromaticité paraît être la même pour les mitochondries inactives et les plastides. A ce stade, les vacuoles contiennent un précipité sous forme de corpuscules arrondis, très abondants, jaunis par le bichromate de la méthode de Regaud. La substance contenue dans les jeunes vacuoles des cellules des méristèmes paraît donc s'être transformée en composé phénolique. Les vacuoles maintenant très grosses, ont leur

aspect typique et ne peuvent plus en aucune manière être confondues avec les mitochondries.

Dans l'étude de la tige des Sélaginelles, nous sommes donc encore une fois en présence de deux éléments mitochondriaux très distincts : les chloroplastes et les mitochondries inactives dans la fonction chlorophyllienne et dont nous ignorons encore la fonction réelle.

L'étude cytologique des Sélaginelles est surtout favorable dans le *tubercule foliaire*, petit organe qui accompagne chaque feuille. Les cellules qui le composent sont un peu plus volumineuses et leur cytoplasme plus facile à bien fixer. Leur chondriome s'observe avec une netteté parfaite.

Dans les cellules aux dépens desquelles le tubercule foliaire s'édifie, on remarque un chloroplaste unique, comme dans le méristème de la tige. Cet organite affecte ici des dimensions plus grandes et prend souvent la forme de filament allongé, très épais, quelquefois moniliforme, coiffant plus ou moins complètement l'un des pôles du noyau. A côté de cet organite, existent des chondriocontes, fins et flexueux, assez allongés, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses (Pl. VII, fig. 8 à 10). On a l'impression qu'il s'est produit dans ces cellules un allongement de la majorité de ces éléments mitochondriaux qui se trouvaient tous dans le méristème de la tige exclusivement sous forme de grains. En traitant les préparations par l'éosine, ces mitochondries se détachent en noir sur le cytoplasme coloré en rose, et d'aspect homogène. Il n'est pas difficile de se rendre compte que les chondriocontes sont des éléments figurés du cytoplasme, l'éosine permettant d'observer le substratum protoplasmique, dans lequel ils sont placés. Il n'est donc

pas possible de prendre ces éléments pour des fibrilles protoplasmiques ainsi que l'a fait Dangeard. Le système vacuolaire de ces cellules contient des corpuscules arrondis colorés en noir par l'hématoxyline, comme dans le méristème de la tige.

Les premières assises cellulaires du tubercule foliaire possèdent le même chondriome que les cellules dont elles sont issues. On remarque cependant que les éléments mitochondriaux, en particulier les chondriocontes, sont devenus un peu plus épais et un peu plus rigides. En même temps, ils apparaissent un peu plus chromophiles. Dans les cellules de la pointe, les mitochondries paraissent être toutes granuleuses.

On observe dans toutes les cellules parenchymateuses du cylindre central, un unique chloroplaste très allongé, renflé au milieu de son trajet ou à ses deux extrémités. En s'allongeant, ce chloroplaste a perdu une partie de sa chromaticité. Un certain nombre de mitochondries inactives ont suivi cette transformation, et sont devenues de longs filaments. Il subsiste toujours cependant quelques mitochondries granuleuses.

Dans la *racine*, le même cycle évolutif que dans la tige paraît s'effectuer. Chaque cellule renferme d'abord un unique plaste et des mitochondries granuleuses. Ces éléments s'allongent dans le cylindre central.

L'évolution du *sporange* est caractérisée par la présence constante d'un unique plaste par cellule, qui persiste dans la spore (Pl. VII, fig. 13) ; ce plaste coiffe étroitement le noyau, alors qu'un certain nombre de mitochondries granuleuses et de bâtonnets mitochondriaux sont dispersés dans le cytoplasme.

Nous avons déjà signalé, à plusieurs reprises, la pré-

sence abondante, dans les vacuoles d'un produit de nature inconnue. Ce produit qui a été assimilé par Dangeard à la métachromatine des Champignons, possède un pouvoir électif très marqué pour les colorants vitaux. Il paraît être normalement dans la vacuole à l'état de solution colloïdale et, sous l'influence des colorants vitaux et des fixateurs, se précipiter sous forme de corpuscules. La plupart des colorants vitaux (rouge neutre, bleu de Nil, de crésyl, de méthylène) font apparaître presque instantanément dans les vacuoles des cellules des méristèmes, cette substance sous forme de petits corpuscules. Ces corpuscules se colorent vitalement en bleu par les colorants bleu d'aniline, sans présenter aucune métachromasie. Après fixation, ces corpuscules prennent avec les mêmes colorants une teinte bleue pure, plus ou moins accentuée. On sait au contraire que la métachromatine, dans les mêmes conditions, se colore intensivement et d'une manière métachromatique ; sa nuance varie du violet au rouge. Ces corpuscules sont détruits par le liquide de Lenhossèk qui conserve parfaitement la métachromatine. Le produit des vacuoles des Sélaginelles n'offre donc aucun des caractères bien définis de la substance connue chez les Champignons, les Algues et les Bactéries sous le nom de métachromatine[1] et l'on est pas auto-

1. La métachromatine que Guilliermond a été l'un des premiers à caractériser dans les Levures (1901 et 1902), puis dans les Ascomycètes et qui a fait ensuite l'objet de recherches d'Arthur Meyer (1904), présente des caractères bien définis : elle apparaît dans les vacuoles sous forme de corpuscules (corpuscules métachromatiques) et se colore sur le vivant par la plupart des colorants vitaux. Avec les colorants bleus, elle prend une teinte rougeâtre. Les fixateurs qui la conservent le mieux sont l'alcool, le formol et le liquide de Lenhossèk. Elle prend ensuite avec les colorants bleus ou violets d'aniline et l'hématéine une couleur très intense et métachromatique variant du violet au rouge. L'hématoxyline ferrique ne la colore que d'une manière très inconstante et les méthodes mitochondriales ne la colorent jamais. Tout l'ensemble

risé comme l'a fait Dangeard, à désigner sous le nom de *corpuscules métachromatiques*, les granulations qui résultent de la précipitation de cette substance dans les vacuoles des Sélaginelles. Cette substance qui présente les caractères de celle que nous avons déjà signalée dans les vacuoles des cellules stèliques des Fougères et dans les cellules mères des spores des Équisétacées nous paraît au contraire correspondre à celle qui a été mise en évidence par Guilliermond dans les vacuoles d'un certain nombre de plantes, notamment dans la racine d'Orge et qui a été aussi assimilée, à tort, par Dangeard à la métachromatine. Enfin ce composé se colore après fixation par les méthodes mitochondriales, comme les mitochondries, ce qui est un autre caractère le distinguant de la métachromatine. Il se trouve toujours localisé dans les vacuoles, et apparaît, après coloration vitale, ou sur coupes fixées et colorées, sous forme de corpuscules intravacuolaires. Dans les méristèmes de la tige et de la racine, il est difficile de distinguer ces granulations intravacuolaires des mitochondries, en raison de leur coloration identique et de la petitesse des vacuoles. Ce composé qui n'offre pas les caractères des composés phénoliques est remplacé plus tard dans les vacuoles par des composés phénoliques bien caractérisés, qui prennent une teinte jaune avec le bichromate de K. Il est donc possible qu'il se transforme

de ces caractères histo-chimiques l'éloignent donc de la substance que nous avons mis en évidence dans les Cryptogames vasculaires. D'après Arthur Meyer et quelques autres auteurs, la métachromatine serait une combinaison d'acide nucléique. Les travaux de Guilliermond semblent démontrer qu'elle joue le rôle de produit de réserve.

Les recherches de Dangeard, confirmées ensuite par Guilliermond, ont montré que la métachromatine, comme la substance que nous venons de décrire dans les Sélaginelles, se trouve normalement dans les vacuoles sous forme de solution colloïdale et que les corpuscules métachromatiques résultent de la précipitation sous l'influence des colorants vitaux ou des fixateurs.

en composé phénolique, au cours de l'évolution de la plante, mais il ne nous a pas été possible de préciser davantage sa nature et son évolution dans les vacuoles.

Enfin, à côté des mitochondries, des plastides et des granulations des vacuoles, on rencontre en outre, dans le cytoplasme des Sélaginelles de petits granules qui ont été décrits par Dangeard, sous le nom de *microsomes*. Ces microsomes, très peu nombreux, brunissent par l'acide osmique ce qui permet de les distinguer facilement des mitochondries. A l'examen vital, ils apparaissent beaucoup plus réfringents que les mitochondries très difficilement observables et sont entraînés plus rapidement que ces dernières par les courants protoplasmiques. Dans les préparations par la méthode de Küll, on retrouve parfois, mais rarement[1], les microsomes brunis par l'acide osmique existant à côté des mitochondries granuleuses, colorées en rouge par la fuchsine. Il s'agit donc là, selon toutes les apparences, de globules graisseux ou lipoïdes que l'on ne peut confondre avec les mitochondries. Ces microsomes n'ont jamais été décrits sous le nom de mitochondries et ont toujours été séparés du chondriome, contrairement à ce que soutient Dangeard, Maximov, Guilliermond et Meves les ont distingués dans les Végétaux et Fauré-Frémiet dans un Protozoaire, le *Loxodes rostrum*.

En résumé, il existe donc dans les Sélaginelles, comme chez les autres Cryptogames vasculaires, un chondriome composé de plastes, dont un seul persiste pendant tout le cycle évolutif, dans tous les points végétatifs de la

1. Cela paraît s'expliquer par le fait qu'ils se dissolvent dans le xylol ou se décolorent dans le baume de Canada.

plante. En dehors de ce plaste, se trouvent toujours des mitochondries, affectant à la fois les formes de chondriocontes, de bâtonnets et de grains ou seulement de grains, suivant l'organe considéré — et indépendamment du plaste et parallèlement à lui — ces mitochondries se détachant très nettement du cytoplasme qui paraît homogène. Le cytoplasme contient en outre des grains de nature graisseuse ou lipoïde que l'on ne peut pas confondre avec des mitochondries, si l'on considère leurs propriétés physiques et chimiques. Les vacuoles des méristèmes renferment une substance chromatique de nature inconnue, qui n'a aucune relation avec la métachromatine. Ces vacuoles sont extrêmement petites dans le méristème de la tige aérienne, et la substance qu'elles renferment se précipite à leur intérieur sous l'influence des fixateurs sous forme de petits corpuscules qui se colorent comme les mitochondries et ont à peu près les mêmes dimensions que ces dernières. Ce système vacuolaire évolue en dehors des mitochondries et n'a rien de commun avec le chondriome, il se présente bien vite d'ailleurs sous forme de grosses vacuoles typiques qui ne peuvent être confondues avec les mitochondries.

L'étude des Sélaginelles est particulièrement intéressante, parce qu'elle démontre, avec une précision qu'on ne peut pas obtenir dans aucun des autres groupes, la dualité des éléments du chondriome, puisque les plastides sont représentés dans les stades jeunes, par un seul organite. De plus, les Sélaginelles ont été étudiées par Dangeard, qui s'en est servi pour donner une interprétation tout à fait différente de la nôtre. Dangeard s'est efforcé de nier l'existence des mitochondries inactives

qu'il attribue à de jeunes vacuoles remplies d'un contenu chromatique, à des granulations graisseuses (microsomes) ou à des fibrilles protoplasmiques. Nos recherches ne peuvent confirmer l'opinion de Dangeard. Les mitochondries inactives, ne correspondent ni aux vacuoles, ni aux microsomes de Dangeard, ni à des fibrilles protoplasmiques. Ce ne sont pas des vacuoles, parce que les petites vacuoles, qui dans les cellules du méristème peuvent évidemment être confondues avec des mitochondries, se transforment très rapidement en grosses vacuoles typiques, tandis que les mitochondries inactives persistent dans le cytoplasme. Ce ne sont pas non plus des microsomes, puisque ceux-ci ne se colorent pas par la méthode de Regaud. Ces mitochondries inactives, d'ailleurs, prennent à un certain stade, la forme de chondriocontes, ce qui est incompatible avec la nature des microsomes. Enfin ces chondriocontes ne peuvent être confondus avec les fibrilles protoplasmiques et l'interprétation qu'en donne Dangeard, montre seulement qu'il a eu sous les yeux des préparations insuffisamment différenciées. Quand au plastide unique des cellules du méristème, on peut l'interpréter comme une mitochondrie spéciale, mais nous réservons la discussion de cette question pour le chapitre des conclusions générales.

On voit donc que Dangeard a confondu les microsomes, très visibles sur le vivant, mais qui ne se colorent pas par les mitochondriales, avec les mitochondries granuleuses très difficilement visibles sur le vivant, mais électivement colorables par les méthodes mitochondriales. Il a également confondu les jeunes vacuoles des méristèmes avec les mitochondries inactives et les chondriocontes avec des fibrilles protoplasmiques.

On s'explique facilement ces confusions, car l'objet était très mal choisi pour construire une nouvelle théorie sur la structure cellulaire, vu la difficulté extrême que l'on éprouve à distinguer dans les méristèmes, les jeunes vacuoles des mitochondries, et n'est favorable que pour la démonstration de l'indépendance des plastides et des mitochondries inactives.

CHAPITRE III

RÉSUMÉ, INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONCLUSIONS

I. — RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

Après l'exposé des recherches que nous avons faites, il est bon de résumer en quelques lignes les principaux résultats qui s'en dégagent.

Nous avons étudié des types pris chez les trois sous-embranchements qui constituent le groupe des Cryptogames vasculaires : pour les Filicinées :

Athyrium Filix-femina, *Roth* et *Aspidium Filix mas Sw.*, *Scolopendrium officinale*, *Sw.*, *Asplenium Ruta muraria*, *L*,. *Pteris aquilina*, *L.*, *Adiantum capillus Veneris L.*

Pour les *Lycopodinées : Selaginella emelliana* et *S. Watsionana.*

Pour les *Equisetinées : Equisetum arvense* et *limosum.*

A) Le chondriome. — 1° *Filicinées.* — Au cours de l'évolution de l'anthéridie, on constate dans la cellule qui doit donner naissance à cet organe de petits chloroplastes et des mitochondries inactives [1], sous formes de

1. Le terme « inactif » n'est pas à prendre ici au sens strict du mot. Il signifie « inactif » dans la fonction chlorophyllienne, car ces mitochondries jouent certainement un rôle très important dans le cytoplasme, mais qui nous échappe encore. Il est vraisemblable qu'elles jouent aussi un rôle dans certaines élaborations, rôle que nos moyens d'investigations ne nous permettent pas de mettre en évidence.

bàtonnets et de grains. Peu à peu, les chloroplastes résorbent leur amidon et l'écorce mitochondriale se régénère ; ils prennent alors la forme de fuseaux, puis de filaments. Dans les cellules mères primordiales des anthérozoïdes, on observe des chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Les premiers doivent être considérés comme représentant les anciens chloroplastes et les autres, les mitochondries inactives. Dans les cellules mères, on assiste à un sectionnement des éléments mitochondriaux qui ne se présentent à ce stade que sous forme de bàtonnets très courts et de grains parmi lesquels, il est impossible de distinguer ceux qui proviennent des anciens chloroplastes de ceux qui dérivent des autres mitochondries. Dans l'anthérozoïde mûr, les mitochondries sont toutes granuleuses et paraissent appartenir toutes à la catégorie des mitochondries inactives, alors que dans la vésicule, on voit des mitochondries granuleuses élaborant de minuscules grains d'amidon et qui représentent les anciens chloroplastes. On sait que cette vésicule dégénère ensuite, de telle sorte qu'il ne semble pas exister de plastides dans l'anthérozoïde, au moment de la fécondation.

Pendant l'évolution de l'archégone, qui dérive de cellules semblables à celles qui donnent naissance à l'anthéridie, on constate des transformations analogues : résorption de l'amidon et de la chlorophylle des chloroplastes, transformation des chloroplastes en chondriocontes, puis tronçonnement de ces derniers en mitochondries granuleuses. L'oosphère mûre est caractérisée par un chondriome composé de bâtonnets et de grains. A ce stade, il est impossible de faire la part des éléments mitochondriaux qui proviennent des anciens chloroplastes et

des autres mitochondries. Aussitôt après la fécondation, on assiste dans l'oosphère à l'élaboration d'amidon par les éléments mitochondriaux prédestinés à cette fonction. Ces derniers éléments évolueront plus tard dans les organes verts, en chloroplastes. Partout où la distinction entre plastides et mitochondries inactives est possible, il y a toujours une différence dans la taille ou dans le degré de chromaticité entre ces deux catégories d'éléments.

La cellule apicale de la racine est caractérisée par un chondriome composé de mitochondries sous forme de courts chondriocontes, de bâtonnets et de grains. Une partie de ces éléments sont plus chromatiques et de tailles légèrement plus grosses que les autres : ils élaborent de l'amidon, ce sont donc des plastides. Les autres éléments constituent les mitochondries inactives. Dans les cellules du parenchyme cortical et dans la coiffe, les plastides deviennent des chondriocontes typiques, mais assez épais, qui sont le siège d'une abondante production d'amidon. En même temps, une partie des mitochondries inactives s'allongent en conservant une chromaticité moindre et des dimensions légèrement plus petites que les jeunes plastides. Dans le cylindre central, les plastides résorbent leur amidon et s'allongent très considérablement. Ils sont mélangés à des chondriocontes plus courts, ainsi qu'à des bâtonnets et à des grains représentant les mitochondries inactives.

Le chondriome de la cellule apicale de la tige présente les mêmes caractères que celui la cellule initiale de la racine. Les chondriocontes paraissent cependant absents et on ne trouve guère que des mitochondries granuleuses ou en forme de courts bâtonnets. Dans le parenchyme cortical, les plastides restent tels qu'on les a vus

dans la cellule apicale et élaborent des grains d'amidon simples, alors que les autres mitochondries deviennent des chondriocontes. Quelques-unes cependant restent à l'état de grains. Dans le cylindre central, on assiste à un allongement considérable des jeunes plastides qui prennent la forme de longs chondriocontes, en même temps que leur amidon se résorbe. A côté de ces longs filaments, existent des mitochondries inactives sous forme de chondriocontes plus courts, de bâtonnets et de grains. Dans le parenchyme stélique qui accompagne les faisceaux, le chondriome est tout à fait semblable à celui que l'on observe dans le parenchyme cortical de la racine.

Dans les cellules les plus jeunes de la feuille, on observe un chondriome composé de bâtonnets et de grains paraissant constituer une unité morphologique parfaitement homogène, mais bientôt certains de ces éléments s'allongent, grossissent et deviennent vésiculeux. Ce sont là les jeunes chloroplastes qui évolueront ensuite au fur et à mesure que les cellules se différencieront. On remarque à côté des chloroplastes bien constitués, la présence de mitochondries inactives sous leurs formes habituelles.

Le cytoplasme du très jeune sporange est caractérisé par la présence de petits chloroplastes. Ces organites présentent à leur origine la forme mitochondriale typique, ainsi que nous le montre l'étude de la feuille. A côté d'eux existent des chondriocontes, des bâtonnets et des grains qui représentent les mitochondries inactives. Dans les cellules périphériques, les chloroplastes persistent tels qu'ils étaient. Au contraire dans la cellule centrale et dans les cellules mères primordiales, les chloroplastes résorbent leur amidon, perdent leur chlorophylle

et se transforment en chondriocontes typiques. On observe très bien à ce stade à côté d'eux, les mitochondries inactives qui présentent les mêmes formes, mais se distinguent des anciens chloroplastes par une chromaticité moindre et des dimensions un peu plus petites. Au cours de l'évolution des cellules mères, le chondriome subit un sectionnement général de ses éléments lequel ne frappe d'abord que les cellules mères et plus tard seulement, à la fin du stade, les assises nourricières. Ces deux catégories d'éléments mitochondriaux sont encore nettement visibles et reconnaissables à leurs caractères habituels. Par contre, il est impossible de les reconnaître dans les très jeunes spores. Ce n'est que, lorsque celles-ci sont définitivement constituées, que le chondriome se dédouble de nouveau en plastides destinés à se transformer en chloroplastes et en mitochondries qui resteront inactives. Lorsque la spore germe, les chloroplastes sont de nouveau bien constitués et les mitochondries inactives subsistent sous leurs formes de bâtonnets et de grains.

2° *Equisétinées.* — Le chondriome de la cellule apicale de la racine des *Equisetum* est constitué par de courts chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Certains d'entre eux élaborent de l'amidon. On peut les distinguer, bien que très difficilement, des mitochondries inactives qui sont un peu plus petites. Dans le parenchyme cortical, les deux catégories d'éléments sont très nettement visibles. Toutes les mitochondries se sont allongées et celles qui n'élaborent pas d'amidon ont perdu beaucoup de leur chromaticité, alors que les plastides restent colorés en noir foncé. Dans la partie la plus externe du parenchyme cortical, les plastides sont devenus de

gros amyloplastes coexistant avec les mitochondries inactives qui à ce moment sont aussi chromatiques que les plastides. L'évolution du chondriome dans les cellules du cylindre central est la même que celle observée dans la racine des Fougères.

Le chondriome de la tige des Equisétacées s'observe avec beaucoup de précision dans les bourgeons latéraux. Les cellules d'une très jeune tige, possèdent un chondriome formé de bâtonnets et de grains constituant un ensemble qui paraît absolument homogène. Bientôt certains de ces éléments élaborent des grains d'amidon. Dans la cellule apicale, on voit parfois des chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Ces derniers sont alors un peu plus chromophiles que les chondriocontes. Il est permis d'affirmer qu'ils représentent les futurs chloroplastides. Dans les autres tissus, on assiste à une élaboration d'amidon selon le processus classique. Les plastides coexistent toujours avec des mitochondries inactives. Les cellules vasculaires possèdent le même chondriome que celui que l'on a décrit dans les Fougères. La feuille issue de la tige offre la même structure cytoplasmique que l'organe qui lui a donné naissance, mais la distinction nette entre les plastides et les mitochondries inactives parait impossible. Dans l'écusson du sporange d'*Equisetum*, on peut suivre pas à pas la genèse des chloroplastes aux dépens de mitochondries mêlées à d'autres qui restent étrangères à ce phénomène. La partie du tissu destinée à évoluer en sporange conserve un chondriome sous forme de chondriocontes, de bâtonnets et de grains paraissant être de même valeur. Ce n'est que dans les cellules mères que les futurs plastides commencent à se différencier et à se distinguer des mitochondries inactives par leur taille et leur

chromaticité plus accusées. A ce stade, tous les éléments du chondriome se sont sectionnés en bâtonnets et en grains. Au cours de la formation de la spore, les éléments mitochondriaux s'allongent ; les plus gros deviennent des chloroplastes et les autres restent inactifs.

3° *Lycopodinées.* — On constate dans chaque cellule du méristème de la tige un seul petit chloroplaste en forme de croissant appliqué sur le noyau. Au fur et à mesure que la cellule vieillit, celui-ci se divise en plusieurs chloroplastes arrondis. Ce chloroplaste unique représente ici les nombreux plastides en forme de chondriocontes et des bâtonnets que l'on observe dans les autres Cryptogames vasculaires. Il existe, en dehors de ce plaste, des mitochondries granuleuses, susceptibles de se transformer en bâtonnets et en chondriocontes plus ou moins longs dans les cellules différenciées. On retrouve donc ici, comme dans les Fougères et les Equisétacées, deux catégories d'éléments mitochondriaux. Dans les cellules formant la base des tubercules foliaires et les assises supérieures, on peut voir des chondriocontes, des bâtonnets et des grains. Les cellules de la pointe ne paraissent contenir que des mitochondries granuleuses. On observe dans les éléments parenchymateux du cylindre central un plaste très allongé accompagné de mitochondries granuleuses et de chondriocontes. Dans les cellules de la racine, le même cycle paraît se poursuivre (un plaste par cellule accompagné de mitochondries granuleuses, division de ce plaste en plusieurs plastes et allongement des mitochondries inactives en chondriocontes. L'évolution du sporange est caractérisée par la présence constante d'un seul plaste qui persiste, même dans la spore, à côté de mitochondries en forme de grains et de courts bâtonnets.

B) Système vacuolaire. — Dans la cellule apicale de la racine des Fougères étudiées, les vacuoles sont très grosses et paraissent vides de contenu. Au contraire, il est curieux de constater que dans les cellules du méristème qui dérivent de sa division, les vacuoles sont très petites et très nombreuses ; elles offrent parfois des formes vaguement pseudo-mitochondriales. Dans la coiffe et le parenchyme cortical, celles-ci sont ovoïdes, ou rondes, très rarement filamenteuses, remplies de composés phénoliques : elles évoluent rapidement, en se gonflant et en se fusionnant, en grosses vacuoles typiques. Au contraire dans le cylindre central, ces vacuoles ne renferment d'abord pas de composés phénoliques, mais une substance de nature inconnue qui se colore en noir par l'hématoxyline ferrique. Elles évoluent dans ce tissu très lentement et offrent fréquemment des formes pseudo-mitochondriales. Elles conservent pendant longtemps, au moins dans certaines cellules, la forme de longs filaments colorés, entourés d'une zone hyaline, due à la contraction sous l'influence du fixateur de la substance contenue dans leur intérieur ; puis à la substance colorable par l'hématoxyline, se substituent des composés phénoliques qui n'existe pas primitivement.

Dans le méristème et dans le cylindre central de la feuille, les vacuoles présentent toujours au début des formes nettement pseudo-mitochondriales : elles sont remplies de composés phénoliques.

Dans l'oosphère, on trouve au début du développement, de grosses vacuoles renfermant des précipités de composés phénoliques. Ceux-ci disparaissent peu à peu, puis les vacuoles diminuent de volume et paraissent se contracter. Finalement, elles semblent disparaître en laissant

à leur place un corpuscule coloré de forme vaguement mitochondriale, entouré d'une zone hyaline. Dans l'oosphère mûre, les vacuoles grossissent de nouveau et ne montrent plus de contenu colorable.

Chez les *Equisetum*, on observe des phénomènes de même ordre, particulièrement au cours de l'évolution du sporange. Les cellules mères sont généralement riches en vacuoles ayant des formes filamenteuses, ressemblant à des chondriocontes.

Chez les Sélaginelles, le système vacuolaire, déjà observé par Dangeard, est surtout caractérisé par la présence d'un composé de nature inconnue possédant sur le vivant un pouvoir électif pour la plupart des colorants vitaux et auquel les colorants bleus d'aniline donnent une teinte bleue pâle. Cette substance n'offre aucun des caractères histo-chimiques de la métachromatine des Champignons et l'on n'est pas autorisé à l'assimiler à cette substance, comme l'a fait Dangeard. Ce produit, qui paraît analogue à celui que nous avons trouvé dans le cylindre central de certaines Fougères et des *Equisetum*, semble se transformer en composés phénoliques. Avec les méthodes mitochondriales, ce produit apparaît dans les vacuoles sous forme de corpuscules très colorés. Dans les méristèmes de la tige et de la racine, il est difficile de distinguer ces corpuscules des mitochondries. Les vacuoles qui les renferment sont en effet minuscules et se colorent comme les mitochondries granuleuses.

L'existence de ces formes pseudo-mitochondriales explique que Guilliermond, dans l'étude des feuilles de Rosier, ait put admettre l'origine mitochondriale de l'anthocyane (opinion dont il est revenu depuis) et que Mirande ait adopté cette manière de voir pour la for-

mation des pigments anthocyaniques dans les Cryptogames vasculaires. Ces formes pseudo-mitochondriales diffèrent par leurs caractères histochimiques des mitochondries et n'ont aucune relation avec le chondriome.

C) Microsomes. — Nous avons encore mis en évidence dans le cytoplasme des Cryptogames vasculaires, notamment dans les Sélaginelles, la présence en plus ou moins grande abondance de petits granules sphériques qui, à l'examen vital, se distinguent des mitochondries par leur réfringence beaucoup plus forte. Ces granules se déplacent très rapidement dans les courants du cytoplasme. Ils correspondent aux microsomes de Dangeard. Ces granules brunissent par l'acide osmique ; ils ne sont sans doute autre chose que des globules graisseux ou lipoïdes. Dans des préparations faites par la méthode de Küll, on retrouve souvent ces microsomes colorés en brun par l'acide osmique, ce qui permet de les distinguer nettement des mitochondries colorées en rouge par la fuchsine.

En résumé, notre étude résout la question jusqu'ici très peu connue de l'origine et de l'évolution des plastides chez les Cryptogames vasculaires. Schimper n'avait abordé la question qu'un peu accidentellement et ses travaux étaient basés sur l'examen vital qui est très difficilement réalisable et n'apporte, par conséquent, que des résultats insuffisants d'autant plus qu'au cours de l'observation, les plastides et les mitochondries subissent des altérations importantes [1]. C'est ce qui explique

1. Ces altérations mises en évidence par les travaux de Guilliermond et qui consistent en un gonflement et une transformation en grosse vésicule à contenu aqueux, expliquent que les formes si caractéristiques de chondriocontes qu'affectent la plupart des plastides dans la racine, aient complètement échappé à Schimper.

d'ailleurs que Schimper n'a jamais vu les formes caractéristiques qu'affectent dans beaucoup de cas ces éléments. D'autre part les travaux de Pensa, Mottier et Sapehin n'ont fait qu'effleurer la question et les résultats qu'ils ont obtenus sur les Cryptogames vasculaires étaient absolument insuffisants et d'ailleurs contradictoires. Nos résultats démontrent que les plastides offrent les caractères morphologiques et histo-chimiques des mitochondries de la cellule animale et peuvent être regardés comme une variété de mitochondries qui, à un moment donné, prennent des formes plus grosses, par exemple, lorsqu'elles deviennent des chloroplastes. Ils sont en accord, à ce point de vue, avec les travaux qui ont été entrepris sur les Phanérogames. Nos recherches jointes à celles de Scherrer, Sapehin, Mottier et de Mangenot sur les Algues, démontrent en outre que les plastides conservent leur individualité au cours de tout le développement de ces Végétaux et qu'il existe à côté d'eux d'autres mitochondries qui, elles aussi, conservent leur individualité, mais ne jouent aucun rôle dans la photosynthèse. Ces dernières se distinguent des autres, parce qu'elles conservent toujours même dans les cellules adultes les petites dimensions qu'elles offrent dans les cellules embryonnaires. Elles sont très fréquemment à l'état de grains ou de courts bâtonnets, mais affectent dans certaines cellules l'aspect de chondriocontes typiques.

Il y a donc dans toutes les espèces que nous avons étudiées deux variétés, distinctes par leur origine et leur fonction, d'éléments répondant à la définition des mitochondries. Assez faciles à distinguer en général dans les Fougères surtout pendant la formation du sporange, ces deux variétés deviennent évidentes dans les Sélaginelles.

Si nous prenons en considération les travaux qui ont été faits sur les Phanérogames d'une part, et les Cryptogames cellulaires d'autre part, nous constatons que les Cryptogames vasculaires forment, au point de vue cytologique, un groupe intermédiaire, entre ces deux grands embranchements du règne végétal.

II. — INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Nos recherches contribuent à éclaircir la question si discutée actuellement de l'origine des plastides et de la structure de la cellule végétale. Il nous reste maintenant à discuter les diverses théories relatives à cette question et à essayer à l'aide des résultats de nos recherches de formuler une interprétation générale.

1° Le chondriome et l'origine des plastides. — Rappellons que quatre théories sont en présence relativement à l'origine des plastides :

A) La théorie de Pensa, Lewitsky, Forenbacher, Maximov, Wagner, Meves, Mirande, Cowdry, Alvarado et Guilliermond, dans ses premiers travaux. Elle exprime que les plastides résultent de la différenciation de mitochondries indifférenciées des cellules embryonnaires. Selon ces auteurs, il y aurait, dans l'œuf et les cellules embryonnaires, des mitochondries indifférenciées dont une partie subirait, peu à peu, une différenciation morphologique et deviendrait des plastides. L'autre partie subsisterait dans sa forme primitive et jouerait un rôle qui n'a pu être précisé jusqu'à présent.

B) La théorie de Rudolph, Scherrer, Arthur Meyer, Sapehin et Mottier. Elle admet que les mitochondries

et les plastides conservent leur individualité au cours du développement et que les plastides sont des organites tout à fait différents des mitochondries. Dans l'œuf et les cellules embryonnaires, ces deux catégories d'éléments se confondraient, parce qu'ils ont les mêmes formes et se colorent de la même manière par les méthodes mitochondriales.

C) La théorie de Dangeard. Elle soutient également que les plastides sont tout à fait différents des mitochondries, mais cet auteur donne encore une interprétation des mitochondries, tout à fait différente de celle qui a prévalu jusqu'ici. Pour Dangeard, les organites décrits jusqu'à présent dans les cellules végétales et animales, sous le nom de mitochondries, correspondent aux stades initiaux du système vacuolaire, lequel renferme une substance très condensée et très chromophile. Dangeard pense en outre que l'on a encore décrit sous le terme de mitochondries des granulations probablement de nature graisseuse qu'il a appelées des *microsomes*. Cet auteur prétend encore que le cytoplasme aurait une structure fibrillaire. Ces fibrilles auraient aussi été confondues avec des mitochondries. Cette théorie aboutit donc à la négation du chondriome.

D) La théorie récemment soutenue par Guilliermond, qui admet que le système vacuolaire et les microsomes décrits par Dangeard n'ont rien de commun avec les formations décrites dans la cellule animale sous le nom de mitochondries, et que le chondriome est au contraire représenté dans les Végétaux chlorophylliens par deux *variétés* distinctes de mitochondries qui conservent leur individualité au cours du développement et dont l'une représente les plastides. Cette dualité des mitochondries

serait, d'après Guilliermond, la condition de la photosynthèse.

A. *Théorie de Dangeard.* — Nous commencerons d'abord par discuter la théorie de Dangeard très différente de toutes les autres. Cette théorie n'est pas conciliable avec les faits observés au cours de nos recherches. En effet, il n'est pas difficile de constater que le système vacuolaire ne correspond pas au chondriome[1]. Si le système vacuolaire présente souvent dans les cellules embryonnaires des formes pseudo-mitochondriales, formes qui d'ailleurs ne rappellent parfois que très vaguement les mitochondries, ces formes sont faciles à séparer du chondriome. Les méthodes mitochondriales les fixent très mal et ne les colorent que d'une manière inconstante. Elles ne présentent donc pas les caractères histo-chimiques des mitochondries. Les formes juvéniles du système vacuolaire se colorent en effet instantanément par la plupart des colorants vitaux. Les mitochondries, au contraire, ne se colorent vitalement que très difficilement, très lentement, dans les phases qui précèdent la mort de la cellule et seulement par des colorants très spéciaux qui ne sont pas ceux que l'on emploie pour colorer les vacuoles. Enfin, les méthodes mitochondriales ne conservent en général que très mal le système vacuolaire et ne colorent les substances qu'il renferme que d'une manière très inconstante. Dans les cas où les formes pseudo-mitochondriales sont conservées et colorées par ces

1. Il nous faut enregistrer ici une note toute récente de Pierre Dangeard (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, novembre 1920) ; l'auteur semble y reconnaître que le système vacuolaire, dont les éléments filamenteux primordiaux se transforment rapidement en grosses vacuoles, ne peut être confondu avec le chondriome qui persiste pendant tout le cycle évolutif.

méthodes, le contenu colorable de ces vacuoles est presque toujours contracté par le fixateur, de telle sorte qu'il apparaît, selon la forme ronde ou filamenteuse de la vacuole, sous forme d'un corpuscule ou d'un filament entouré d'une auréole claire ; cela fait qu'il est en général assez facile de distinguer les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles des mitochondries dans les préparations traitées par les méthodes mitochondriales. Elles diffèrent donc, par leur évolution, du chondriome, qui, lui, persiste pendant toute la durée de vie de la cellule. Pour cela même, on n'éprouve que très rarement de la difficulté à distinguer le système vacuolaire du chondriome sur coupes traitées par les méthodes mitochondriales. De plus, les vacuoles très jeunes, à formes pseudo-mitochondriales, seules ont un contenu qui se colore par les méthodes mitochondriales ; mais dès que les vacuoles ont pris leur forme typique, ce qui arrive très rapidement, leur contenu ne fixe plus le colorant, sans doute parce qu'il est trop dilué, et il devient alors très facile de faire la part de ce qui est vacuole et de ce qui appartient au chondriome. Il n'y a que dans le cas où les cellules élaborent beaucoup de composés phénoliques, comme dans la coiffe des Fougères, que les vacuoles des cellules différenciées montrent un contenu à l'état de précipité, mais ce précipité apparaît alors, coloré en jaune par le bichromate de K, dans de grosses vacuoles, ce qui ne permet aucune confusion entre le système vacuolaire et le chondriome. Le système vacuolaire ne correspond donc nullement aux formations décrites sous le nom de chondriome dans la cellule animale et dans les Champignons ; nous nous en sommes nous-mêmes assurés, par l'examen de nombreuses préparations de diverses cellules animales et

de Champignons. Les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles nous paraissent correspondre au contraire aux formations énigmatiques connues en cytologie animale sous le nom de canalicules de Holmgren et aussi, peut-être, en partie, à l'appareil réticulaire de Golgi.

Le chondriome, au contraire, est constitué par des éléments à contours très nets qui sont toujours situés dans le cytoplasme en dehors des vacuoles et qui se colorent d'une manière constante et intense. Ce chondriome correspond absolument, par ses caractères morphologiques et histo-chimiques, à celui qui a été décrit dans les cellules animales et dans les Champignons. Seulement, nos recherches démontrent que parmi ses éléments, il y a dans les méristèmes, en réalité deux catégories d'organites qui présentent les mêmes caractères morphologiques et histo-chimiques, mais diffèrent par leur fonction physiologique et leur origine : 1° les plastides et 2° des mitochondries dont la signification n'a pu être encore précisée et que nous désignons provisoirement sous le nom de mitochondries inactives. Ces deux catégories d'éléments ont le plus souvent les mêmes formes, mais les plastides peuvent prendre dans les cellules adultes des formes beaucoup plus volumineuses. Ces mitochondries inactives observées par tous les autres auteurs, n'ont pas été vues par Dangeard, parce qu'elles sont difficiles à distinguer sur le vivant, par suite de leur faible réfringence, et que Dangeard s'est presqu'exclusivement borné à des observations vitales. Dangeard n'a distingué sur le vivant que des granulations graisseuses qu'il désigne sous le nom de *microsomes*, très facilement observables en raison de leur réfringence très accusée.

En employant les méthodes mitochondriales, Dangeard a observé des plastides se présentant le plus souvent sous forme de chondriocontes, et des mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets qu'il n'avait pu déceler sur le vivant et qu'il a cru correspondre aux microsomes qu'il observait sur le vivant et qui, en réalité, ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales. Or, ces microsomes sont des formations connues, de nature très probablement graisseuse, qui n'ont jamais été prises pour des mitochondries ; ils ont été distingués des mitochondries et décrits dans la cellule animale, notamment dans un Protozoaire (*Loxodes rostrum*) par Fauré-Frémiet, et dans la cellule végétale par Maximov, Meves[1] et Guilliermond. Comme on l'a vu, ils se distinguent nettement sur le vivant des mitochondries par leur vive réfringence, leurs mouvements plus rapides et le fait qu'ils brunissent par l'acide osmique. La méthode de Regaud ne les colore pas et les méthodes de Champy-Küll et de Benda leur donnent souvent une teinte brune qui permet de les distinguer des mitochondries.

Dangeard pense aussi qu'une partie des mitochondries inactives des auteurs (chondriocontes) correspondraient aux fibrilles protoplasmiques qui se coloreraient par la méthode de Regaud. Il n'est pas difficile de démontrer l'inexactitude de cette opinion. En effet, dans une préparation bien réussie, il est toujours très facile de distinguer les éléments du chondriome qui se détachent, avec un contour très net et une coloration intense, du cy-

1. Meves signale dans les poils de *Tradescentia* des petits grains se distinguant sur le vivant des mitochondries par leur forte réfringence et le fait qu'ils brunissent par l'acide osmique. Il est probable que ces grains, que Meves considère comme étant peut-être des grains de tanin, correspondent aux microsomes.

toplasme en général très légèrement coloré et que l'on peut teindre par l'éosine après la méthode de Regaud. Les recherches vitales de Guilliermond sur le chondriome des feuilles d'*Iris* et des pétales de Tulipe démontrent

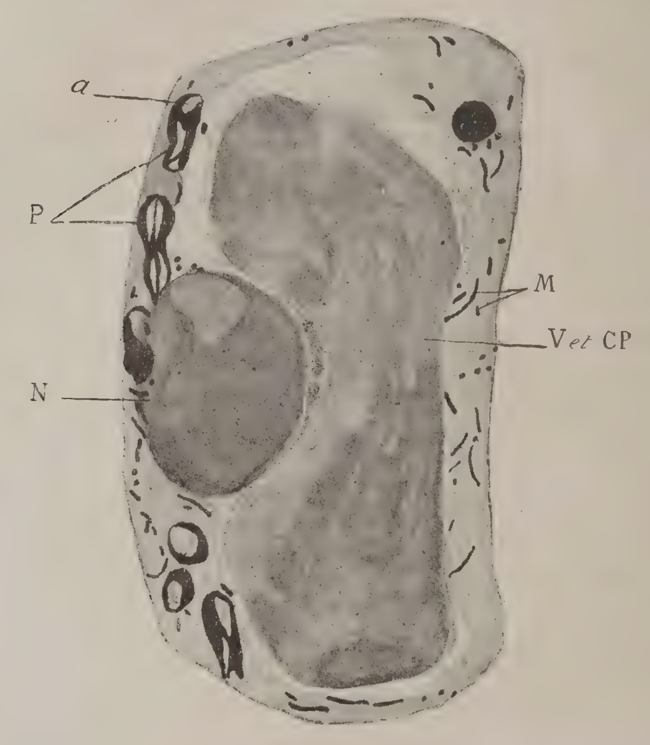


Fig. 12. — Cellule de l'épiderme de feuille de *Scolopendrium vulgare*. Méthode de Regaud (grossie 2250 fois).

a, amidon. — P, choroplastes. — N, noyau. — M, mitochondries. V et CP, vacuole et composés phénoliques.

d'ailleurs l'existence des deux catégories de mitochondries et, en même temps, montrent qu'il est impossible de confondre les mitochondries granuleuses avec les microsomes, et les chondriocontes avec les fibrilles du cytoplasme. Enfin dans les cellules âgées des tissus assimilateurs des Cryptogames vasculaires, nous avons toujours

constaté à côté des chloroplastes qui ont atteint leur plus grande différenciation, des chondriocontes, des bâtonnets et des mitochondries granuleuses (fig. 12). On ne peut les confondre ici, ni avec les vacuoles qui sont énormes, ni avec les microsomes, ni avec les fibrilles cytoplasmiques pour les raisons que nous venons d'indiquer.

On voit donc que Dangeard, par des études presque exclusivement vitales et sans l'aide de comparaisons avec la cellule animale, est arrivé ici à une conception qui est en contradiction avec tous les faits observés. Il a confondu le système vacuolaire, qui offre parfois dans ses stades jeunes des formes ressemblant à des mitochondries et qui étaient restées, jusqu'ici, peu connues, ainsi que des granulations graisseuses (*microsomes*) avec le chondriome, et en a séparé les plastides qui, au contraire, ont tous les caractères des mitochondries animales. Enfin, cet auteur n'a pas distingué les deux variétés de mitochondries qui constituent le chondriome. Au contraire, tous les autres auteurs n'ayant pas fait d'observations vitales et s'étant bornés à l'étude de coupes traitées par les méthodes mitochondriales, n'ont vu ni le système vacuolaire, ni les microsomes que l'étude vitale permet seule de bien mettre en évidence, mais seulement le chondriome qui nécessite pour sa compréhension le secours de ces méthodes.

En résumé, ce que Dangeard considère comme chondriome ne se colore pas ou très mal par les méthodes mitochondriales : le système vacuolaire se conserve très mal et ne se colore que rarement par les méthodes mitochondriales, et les microsomes ne se colorent jamais par ces techniques. Ces formations ne correspondent donc

pas au chondriome de la cellule animale[1] dont un des principaux caractères est de se colorer par les méthodes mitochondriales. Au contraire, le chondriome (plastides et mitochondries inactives) se fixe très bien et se colore intensément par ces méthodes. Tous les faits que nous avons observés sont donc en contradiction avec la théorie de Dangeard et nous nous rallions complètement à ce point de vue aux critiques formulées par Guilliermond.

B. *Théorie de Pensa, Lewitsky.* — La théorie de Pensa, Lewitsky, Forenbacher, Meves, Alvarado, etc., soutenue aussi au début par Guilliermond, est nettement en défaut avec les Cryptogames vasculaires. Déjà les travaux de Scherrer, Sapehin et Mottier avaient démontré que, dans une Hépatique, l'*Anthoceros*, la chlorophylle persiste à tous les stades du développement, y compris dans l'œuf et que dans toutes les cellules, il existe un seul chloroplaste qui coexiste avec des mitochondries inactives bien caractérisées (fig. 13).

Or ce chloroplaste se retrouve dans l'œuf et se transmet par division, de même que les mitochondries, aux cellules qui résultent de son développement. Il y a donc dans l'*Anthoceros* à la fois un chloroplaste et des mitochondries qui évoluent séparément et conservent leur

1. Pensa a observé également sur le vivant dans divers Végétaux des formations pseudomitochondriales formées par des pigments anthocyaniques, des composés phénoliques ou autres substances qui, correspondent aux formations vacuolaires décrites par Dangeard. Il les distingue des mitochondries par le fait qu'elles ne se conservent pas et ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales et les considère comme des formations tout à fait différentes du chondriome, mais il n'a pas remarqué qu'elles se rattachent au système vacuolaire. De son côté, Alvarado n'a pu confirmer les vues de Dangeard ; il a montré que le système vacuolaire de diverses plantules qu'il a étudiées, ne se colore pas par la méthode d'Achuccaro-del Rio Hortega et que seules les mitochondries se différencient avec cette technique. Le chondriome ne peut donc correspondre au système vacuolaire.

individualité au cours du développement. Ces résultats ont été précisés par les récentes recherches de Mangenot qui a démontré que dans les Algues, la chlorophylle persiste généralement pendant tout le développement. Dans les Fucacées et les *Vaucheria*, Mangenot a observé, dans tous les stades du développement la coexistence de chloroplastes et de mitochondries incolores. Guilliermond a constaté dernièrement le même fait pour les Spirogyres où il n'avait pu observer d'abord de mitochondries et où il avait été conduit à admettre précédemment que l'unique chloroplaste de ces Algues représentait à lui seul tout le chondriome condensé en un organe spécial. A l'aide d'une technique spéciale, l'auteur est arrivé à mettre en évidence des mitochondries en dehors de ce chloroplaste.

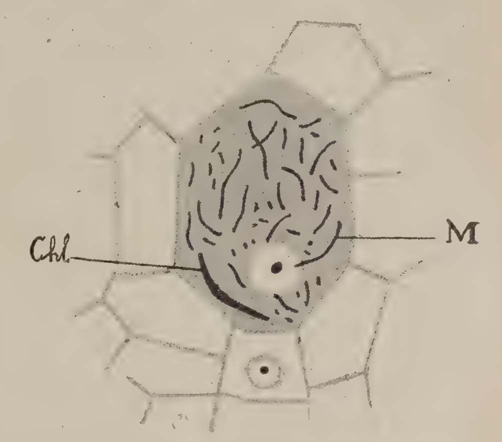


Fig. 13. — Jeune oosphère d'*Anthoceros* (d'après Scherrer).
chl, chloroplaste. — M, mitochondrie.

Guilliermond, pour expliquer le cas des Phanérogames où les plastides dérivent des mitochondries bien caractérisées dont on ne peut distinguer celles qui évolueront en plastides de celles qui resteront inactives, avait d'abord admis que la persistance de la chlorophylle déterminait chez certains Cryptogames (Hépatiques et Algues), la présence d'une variété spéciale de mitochondries évoluant séparément et représentée par les chloroplastes. Depuis, à la suite des recherches de Mangenot et des

nôtres, Guilliermond a abandonné cette théorie et pense qu'il est plus vraisemblable d'admettre qu'il existe dans tous les Végétaux chlorophylliens deux variétés distinctes de mitochondries conservant leur individualité au cours du développement. L'une de ces variétés représente les plastides. Les plastides ne sont plus dans cette théorie le résultat d'une différenciation des mitochondries, ce sont de véritables mitochondries, mais une variété spéciale, qui prend parfois au cours du développement des formes beaucoup plus grosses que les autres mitochondries.

Il résulte de nos recherches sur les Fougères et les Equisétinées qu'il est souvent impossible de distinguer, dans les cellules des méristèmes ou dans l'oosphère, les mitochondries qui donneront naissance aux plastides de celles qui resteront sans fonctions apparentes. L'étude du sporange montre cependant que les plastides conservent leur individualité pendant toute l'évolution de cet organe. Au fur et à mesure que sa formation s'avance les petits chloroplastes se trouvant dans ses cellules perdent leur chlorophylle et leur amidon dans sa partie centrale, puis se transforment en chondriocontes et finalement ne se distinguent plus des autres mitochondries dans les très jeunes spores ; puis, ces éléments de formes mitochondriales typiques s'accroissent et redeviennent chloroplastes lors de la germination. Des faits semblables ont été observés dans la formation de l'oosphère et de l'anthéridie.

Enfin, l'étude des Sélaginelles ne laisse plus aucun doute sur l'individualité des plastides, puisque chez ces Végétaux, il n'y a dans les cellules embryonnaires, comme dans l'*Anthoceros*, qu'un seul chloroplaste lequel persiste

dans la spore à côté d'autres mitochondries qui, elles, sont inactives. Nos recherches confirment donc celles de Scherrer, Sapehin, Mottier, Mangenot et Guilliermond et démontrent d'une manière définitive que les plastides conservent leur individualité au cours du développement.

C. *Théorie de Sapehin, Scherrer et Mottier.* — Examinons maintenant la théorie de Scherrer, Sapehin et Mottier qui, du fait que les plastides et les mitochondries conservent leur individualité au cours du développement, admettent que ces deux catégories d'organites sont de nature différente, que les plastides sont des formations spéciales aux Végétaux chlorophylliens et que les mitochondries inactives seules correspondent au chondriome de la cellule animale. Il est à remarquer d'abord que la théorie est exprimée d'une manière différente par Sapehin et Scherrer d'une part, et par Mottier de l'autre. Pour Sapehin et Scherrer, en effet, les plastides se distinguent toujours des mitochondries par leurs caractères morphologiques. On les confond dans les méristèmes des Phanérogames parce que les plastides très jeunes ont la forme de grains de mêmes dimensions que les mitochondries granuleuses et se colorent de la même manière, et qu'en outre, les plastides sont souvent à ce stade en voie de division et prennent la forme d'haltères qui les font ressembler à des chondriocontes. Les plastides ronds et en haltères sont donc difficiles, sinon impossibles à distinguer dans les méristèmes des mitochondries qui ont les formes de grains ou de bâtonnets. Mais bientôt les plastides prennent leur forme typique de gros globules et deviennent très distincts des mitochondries, qui con-

servent leurs formes et leurs dimensions primitives. De plus, pour Scherrer, les mitochondries ne sont probablement que des produits de réserve[1] dont la présence ne semble pas constante. Cette opinion n'est plus compatible avec tout ce que l'on sait des formes et de l'évolution des plastides, puisqu'il est démontré actuellement que, dans la majorité des racines et dans beaucoup d'épidermes, les amyloplastides et les chromoplastides conservent pendant tout le développement l'aspect caractéristique de chondriocontes et que cette forme n'est nullement liée à la division de ces organites.

Aussi Mottier a-t-il été obligé de modifier cette théorie. Pour lui, les plastides ont les mêmes formes de grains, de bâtonnets et de filaments que les mitochondries et s'en distinguent par le fait que les plastides sont plus gros que les mitochondries. Cette différence de dimension, très notable dans les cellules adultes, surtout lorsqu'il s'agit de chloroplastes, se manifeste déjà, selon Mottier, dans les méristèmes. Ainsi pour Mottier, il existe, dans les Végétaux chlorophylliens, deux catégories d'organites, de mêmes formes, toutes deux capables de se diviser et jouant l'une et l'autre un rôle dans l'hérédité : ce sont les plastides et les mitochondries. La théorie de Mottier est donc de beaucoup plus conforme à l'ensemble des faits observés.

Cette théorie, comme l'a montré Guilliermond, est cependant loin d'être d'accord avec tous les faits, car

1. Arthur Meyer, comme Scherrer, admet que les mitochondries constituent une matière de réserve très répandue dans les Végétaux. Il les considère comme des composés ferronucléiniens, du groupe des allines, et les désigne sous le nom d'allinantes. Cette opinion n'est pas compatible avec le pouvoir de se diviser des mitochondries, ni avec leur présence constante dans le cytoplasme.

il n'est pas exact que les plastides se distinguent toujours des autres mitochondries par des dimensions plus élevées. Dans les méristèmes des Phanérogames, au contraire, les plastides ont toujours les mêmes dimensions que les autres mitochondries et il est absolument impossible de distinguer, parmi le chondriome, les éléments qui vont jouer le rôle de plastides, des mitochondries inactives. Bien plus, dans les cellules adultes des tissus incolores des Phanérogames, les plastides conservent souvent, d'après Guilliermond, les mêmes dimensions que les autres mitochondries et ne se distinguent que par le fait que les uns ont la propriété d'élaborer de l'amidon et que les autres en sont dépourvus. Souvent aussi cependant, les plastides, tout en conservant exactement les mêmes formes que les autres mitochondries, s'en distinguent par des dimensions un peu plus élevées. Au contraire, dans les tissus chlorophylliens, une partie des mitochondries indistinctes des méristèmes grossissent et se transforment en gros chloroplastes arrondis ou ovoïdes, faciles à distinguer par leurs fortes dimensions des autres mitochondries qui conservent leurs formes et leurs dimensions primitives.

Comme les plastides ont les mêmes caractères histochimiques que les autres mitochondries qui coexistent avec elles et que les mitochondries des cellules animales et des Champignons, qu'ils ont en outre le rôle élaborateur que l'on attribue au chondriome de la cellule animale, il n'y a donc aucun critérium qui permette de les distinguer des mitochondries animales. Pourquoi assimiler les mitochondries inactives plutôt que les plastides aux mitochondries animales ? D'ailleurs, les plastides ressemblent souvent davantage aux mitochondries

animales que les mitochondries inactives qui coexistent avec elles. Enfin tous les zoologistes qui ont occasionnellement abordé l'étude du chondriome de la cellule végétale sont d'accord pour admettre que les plastides sont des mitochondries (Duesberg et Hoven, Pensa, Cowdry, Maximov, Meves) et parmi eux l'opinion de Meves, l'un des cytologistes qui a le plus étudié les mitochondries, fait autorité. On voit donc en somme que Mottier a eu le tort, en soutenant sa théorie de ne pas comparer ses préparations à des préparations du chondriome de la cellule animale ou des Champignons. Cet auteur en outre ne paraît pas avoir suivi d'assez près l'évolution de chondriome dans les méristèmes, sans quoi il aurait remarqué qu'il n'existe que très rarement une différence de dimensions entre les plastides et les autres mitochondries dans les Phanérogames, et que cette différence, très nette dans certains cas, dans les Cryptogames vasculaires, n'est pas toujours appréciable.

Nos recherches nous ont montré que dans les méristèmes des Filicinées et des Equisétinées, il est par exemple souvent impossible de distinguer parmi les éléments du chondriome ceux qui deviendront des plastides de ceux qui resteront inactifs. Dans les cellules différenciées de la racine des Filicinées, les amyloplastides, bien que se distinguant très aisément des autres éléments du chondriome par leurs dimensions plus élevées, conservent toujours les formes caractéristiques des mitochondries pendant tout le développement. Dans le cylindre central, les amyloplastides sont même très difficilement distingables des mitochondries inactives. Nos recherches montrent, par contre, que les plastides et les mitochondries inactives peuvent à un stade déterminé avoir des

formes différentes. Les plastides peuvent par exemple affecter à un stade déterminé la forme de chondriocontes, alors que les autres mitochondries sont à l'état de grains ou de petits bâtonnets. Inversement à d'autres stades, les plastides peuvent avoir la forme granuleuse et les mitochondries inactives la forme de chondriocontes. Mais, quand on suit l'ensemble de l'évolution de ces deux espèces de mitochondries, on constate qu'elles ont l'une et l'autre les mêmes formes caractéristiques des mitochondries, c'est-à-dire la forme de grains, de bâtonnets, de filaments, susceptibles de se diviser et capables de passer de l'une à l'autre de ces formes et inversement. Si dans certains cas, on constate des différences entre la chromaticité de ces deux variétés, ces différences ne sont pas constantes et sont alternatives ; c'est-à-dire qu'il y a des phases où ce sont les mitochondries inactives qui sont moins chromphiles et d'autres où c'est le contraire. Il y a à ce point de vue une sorte de balancement.

Il nous reste à discuter cependant la signification de l'unique plastide que l'on rencontre dans les méristèmes des Sélaginelles. Il faut remarquer tout d'abord que l'on éprouve autant de difficulté à l'assimiler aux nombreux plastides que l'on observe dans les méristèmes correspondants des Fougères et des Equisétinées qu'à le rattacher aux mitochondries. D'autre part, on sait que dans la cellule animale le chondriome peut parfois se condenser en un organe unique ou *corps mitochondrial* connu parfois sous le nom de *nebenkern*. Dans certains Scorpions, par exemple, Wilson a montré que dans les spermatocytes, le chondriome se présente sous forme d'un anneau disposé tout près du noyau. Cet organe se divise pendant les mitoses de maturation, d'abord en deux filaments,

puis chacun de ces filaments se segmente à son tour et les spermatides contiennent deux gros *nebenkern* placés au voisinage du noyau (fig. 14).

Il est permis de rapprocher de ces figures dans une certaine mesure le chloroplaste unique des cellules des méristèmes de Sélaginelles. On peut le considérer comme une mitochondrie spéciale du chondriome,

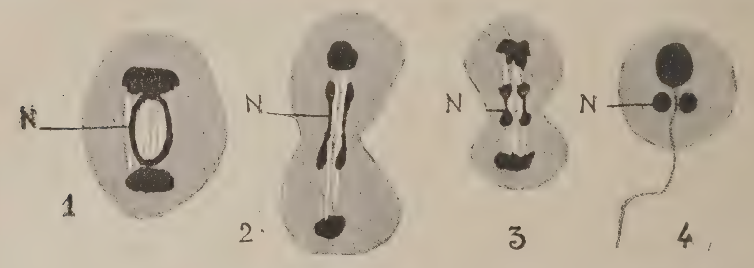


Fig. 14. — Évolution du spermatozoïde de *Centrurus exilicauda* (Wood).

1, première anaphase du spermatocyte. Les chromosomes sont aux pôles, L'anneau mitochondrial en voie de se diviser. — 2 et 3, telophase ; l'anneau mitochondrial est divisé. — 4, jeune spermatide avec son noyau et ses deux *nebenkern* (d'après Wilson). N = nebenkern.

comparable à l'hétérochromosome décrit dans certaines mitoses.

A côté de cette théorie, nous devons examiner l'opinion formulée par Meves qui ne semble pas avoir bien observé l'existence de la variété inactive de mitochondries considérée par Scherrer, Sapehin et Mottier, comme représentant à elle seule le chondriome de la cellule animale, ce qui s'explique par le fait que Meves n'a abordé qu'accidentellement la question du chondriome de la cellule végétale. Mais l'autorité de cet auteur mérite que nous lui réservions une place spéciale dans cette discussion. Meves a bien observé dans les cellules des méristèmes de diverses racines (*Allium cepa*, entre autres), un chondriome très riche dont une partie seulement élabore

de l'amidon et dont l'autre semble affectée à d'autres fonctions qu'il n'a pu préciser. Mais dans le bourgeon d'*Hartwegia comosa* et de *Tradescantia albiflora*, il constate que tous les éléments du chondriomes et ransforment en chloroplastes, de telle sorte que dans les cellules adultes, il ne subsiste plus de mitochondries. Cependant Meves figure dans les cellules du méristème, à côté des chondriocontes qui se transforment en chloroplastes, des grains moins chromophiles que les chondriocontes et qui persistent dans les cellules différenciées après la formation des chloroplastes. Il admet, en raison de leur faible chromaticité, que ces éléments ne sont pas des mitochondries, mais des grains de métaplasme. Nous avons vu au cours de notre étude que très souvent la variété inactive de mitochondries présente l'aspect de grains. D'autre part, on a vu également que les mitochondries inactives et les plastides, bien que présentant des caractères microchimiques semblables, subissent souvent au cours du développement des cellules des variations de chromaticité et qu'il y a à ce point de vue une sorte de balancement de telle sorte que, lorsque les plastides sont très chromophiles, les mitochondries inactives se colorent moins fortement. Il est donc probable, étant donné que les microsomes de Dangeard ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales, que les grains de métaplasme de Meves représentent la variété inactive de mitochondries. Il est curieux de constater que l'opinion de Meves est en quelque sorte l'opposé de celle de Scherrer, Sapehin et Mottier. Les éléments que ces derniers auteurs considèrent comme représentant le chondriome de la cellule animale, c'est-à-dire les mitochondries inactives, sont pris par Meves pour des grains de méta-

plasme, alors que cet auteur assimile exclusivement les jeunes plastides aux mitochondries animales.

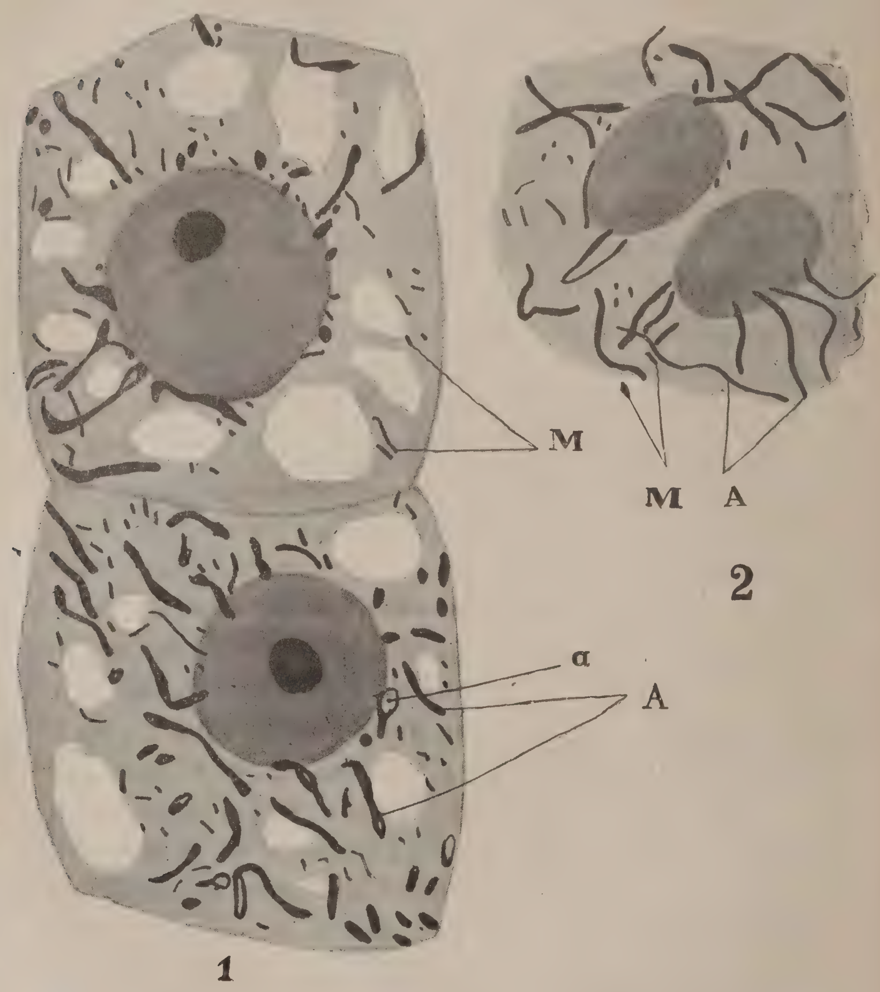


Fig. 15. — 1, Cellules du parenchyme de la racine d'*Athyrium Filix femina*. 2, Cellules du cylindre central de la même plante.
A, amyloplastides. — *a*, amidon. — M, mitochondries inactives. — (Méthode de Regaud. — Grossissement, 2250 environ.).

Cette théorie soulève les mêmes objections que celle de Scherrer, Sapehin et Mottier et il n'est pas plus possible

de séparer les mitochondries inactives des mitochondries animales, que de séparer les plastides des éléments du chondriome animal (fig. 15). Il semble donc qu'on soit obligé d'admettre que les plastides et les mitochondries inactives sont les uns et les autres des mitochondries, constituant deux variétés distinctes. On en arrive ainsi à la théorie de Guilliermond.

D) *Théorie de Guilliermond.* — On peut évidemment toujours objecter à la théorie de Guilliermond que du fait que les plastides conservent leur individualité au cours du développement, à côté d'autres mitochondries, c'est qu'ils ne peuvent être assimilés aux mitochondries — et l'on peut toujours invoquer en faveur de cette objection le fait que, dans les Chlorophycées, les plastides présentent des formes très différentes des mitochondries.

E) *Comparaison du chondriome de la cellule végétale avec le chondriome de la cellule animale.* — Pour répondre à cette objection, il serait nécessaire de comparer aussi exactement que possible les caractères morphologiques et évolutifs des plastides et des mitochondries inactives qui coexistent avec eux dans les Végétaux supérieurs et de s'assurer que ces deux catégories d'éléments ont bien l'une et l'autre des caractères microchimiques semblables.

Une étude de ce genre a été faite par un zoologiste américain, Cowdry, qui a eu l'idée d'entreprendre une comparaison aussi précise que possible entre le chondriome de la cellule animale et celui de la cellule végétale. Pour cela, l'auteur a choisi comme objet d'étude, d'une part les cellules pancréatiques de la Souris, d'autre part les cellules de la pointe d'une jeune racine de Pois (fig. 16). Il a constaté que dans les deux cas, le chondriome n'est

susceptible de se colorer vitalement que très difficilement et par des colorants spéciaux (vert Janus) et qu'une température de 47-50° suffit à le détruire en très peu de temps. Il a pu établir en outre que les fixateurs renfermant de l'acide acétique ou de l'alcool déterminent dans les deux

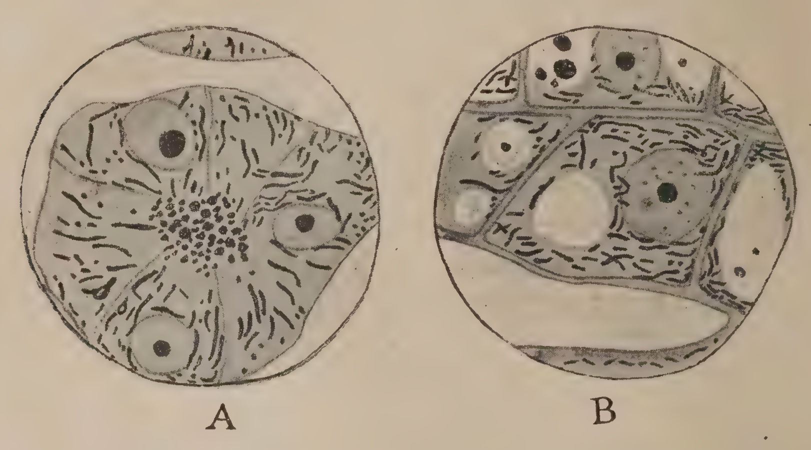


Fig. 16. — A, Chondriome du pancréas de la souris. — B, Chondriome de la racine de Pois. (Méthode de Regaud, grossis. : 1500 environ), d'après Cowdry. On voit que dans les deux cas, le chondriome présente des aspects absolument semblables. Cependant dans la racine de Pois, les chondriocontes représentent les plastides et les mitochondries en grains et en bâtonnets les éléments inactifs du chondriome. Il est à remarquer également que les vacuoles des cellules de racines de Pois renferment parfois des corpuscules colorés qui correspondent à la substance que nous avons souvent rencontrée dans les vacuoles des Ptéridophytes.

cas de profondes altérations du chondriome et que seuls les méthodes mitochondriales conservent les mitochondries, y compris les plastides. Il y a donc parallélisme complet au point de vue des fixateurs entre le chondriome de la cellule pancréatique de la Souris et celui des cellules de la racine de Pois (y compris les plastides). Enfin, Cowdry a comparé aussi exactement que possible, à un grossissement de 3000, les diverses formes de mitochondries animales et végétales et a constaté une similitude

complète, facile à constater dans les figures 16 empruntées à Cowdry.

L'auteur conclut donc à l'identité entre le chondriome de la cellule animale et celui de la cellule végétale.



Fig. 17. — 1 et 2, Chondriome de cellules du stèle d'*Athyrium Filix femina*. — 3 et 4, Chondriome du rein de Grenouille. — 5 et 6, Chondriome du foie de Grenouille (Méthode de Regaud. — Grossissement environ 1000.).

Nous avons nous mêmes entrepris une étude semblable en collaboration avec Mangenot et nous avons cherché à comparer le chondriome des cellules du foie, du pancréas et du rein de Grenouille avec celui de nos Cryptogames vasculaires (fig. 17). Nous avons plus récemment complété cette étude par celle du chondriome des cellules

d'un foie de fœtus de Poulet à terme. Nous croyons utile de résumer ici les faits que nous avons pu tirer de cette étude.

Nous envisagerons d'abord les caractères de fixation des mitochondries mises en évidence par exemple dans les cellules du foie de fœtus de Poulet à terme (fig. 18) et dans la racine des Fougères.

Il faut de suite faire ressortir que ce n'est pas la coloration des mitochondries qui est caractéristique comme on semble parfois le croire, mais la fixation, car l'hématoxyline ferrique colore aussi le noyau, le réseau chromatique, des enclaves, etc. Pour fixer les mitochondries, il faut employer des liquides spéciaux ne renfermant ni alcool, ni acide acétique. Cette condition doit être observée aussi bien dans la différenciation des mitochondries végétales que dans celle des mitochondries de la cellule animale. L'action de l'alcool ou de l'acide acétique provoque des altérations profondes du chondriome dans les deux cas, altérations qui se traduisent par un enchevêtrement des éléments mitochondriaux donnant au cytoplasme un aspect de réseau continu, ou par un gonflement provoquant une structure alvéolaire du cytoplasme. L'altération aboutit finalement à la transformation des mitochondries en un fin précipité granuleux. Les mitochondries animales et les mitochondries végétales ont donc les mêmes caractères de fixation.

Les mitochondries animales comme les mitochondries végétales ne sont colorables vitalement que très difficilement et par des réactifs spéciaux qui sont les mêmes dans les deux cas.

Leurs caractères physiologiques nous montrent une même ressemblance. Les filaments des cellules des Cryp-

togames vasculaires sont des organites élaborateurs,



Fig. 18. — 1, Cellules du foie d'embryon de Poulet. — 2, Cellules du point végétatif de la tige aérienne d'*Equisetum arvense* ; le chondriome est ici constitué par deux variétés de mitochondries, qu'il n'est pas possible de distinguer. Méthode de Regaud. Grossies env. 3000 fois.

comme les bâtonnets rénaux qui chez les Ophidiens, tout au moins, élaborent, d'après Regaud, les grains de ségré-

gation, comme les chondriocontes du foie qui, d'après Policard, peuvent dans certaines conditions former des cristaux d'hémoglobine.

On peut donc assimiler le chondriome des animaux au chondriome des Cryptogames vasculaires.

Une étude de même ordre a été faite récemment par Guilliermond. Cet auteur a comparé d'une part le chondriome des cellules épidermiques du périanthe de Tulipe où il existe des plastides depuis longtemps connus, et d'autre part un Champignon du genre *Saprolegnia* dans lequel il est évident que le chondriome est identifiable à celui de la cellule animale.

Dans les cellules épidermiques de Tulipe blanche, le chondriome peut s'observer très nettement sur le vivant ; il est composé de nombreux chondriocontes entremêlés à des mitochondries granuleuses et en courts bâtonnets. Tous ces éléments ont la même réfringence, le même aspect, les mêmes caractères chimiques ; cependant les chondriocontes n'ont pas la même fonction physiologique que les autres éléments. Ils forment à certains stades de l'amidon et, dans les variétés jaunes de Tulipe, le pigment xanthophyllien (fig. 19). Ils correspondent donc aux plastides. Au contraire les autres éléments, en grains et bâtonnets, ne participent pas à ces fonctions. Dans le *Saprolegnia*, le chondriome, également très visible sur le vivant a la même constitution que celui de la Tulipe[1]. Les mitochondries granuleuses sont cependant plus rares. On peut objecter que les amyloplastes de la

1. Cette similitude entre les mitochondries des Saprolegniacées et les plastides des Végétaux chlorophylliens est tellement évidente qu'Arthur Meyer qui a observé ces éléments dans un *Achlya* (1904) n'a pas hésité à les décrire comme des leucoplastides.

Tulipe se distinguent par leur forme allongée des autres mitochondries qui coexistent avec elles et qui sont à l'état de grains et de bâtonnets. Mais tous les éléments du chondriome se présentent dans les stades jeunes sous

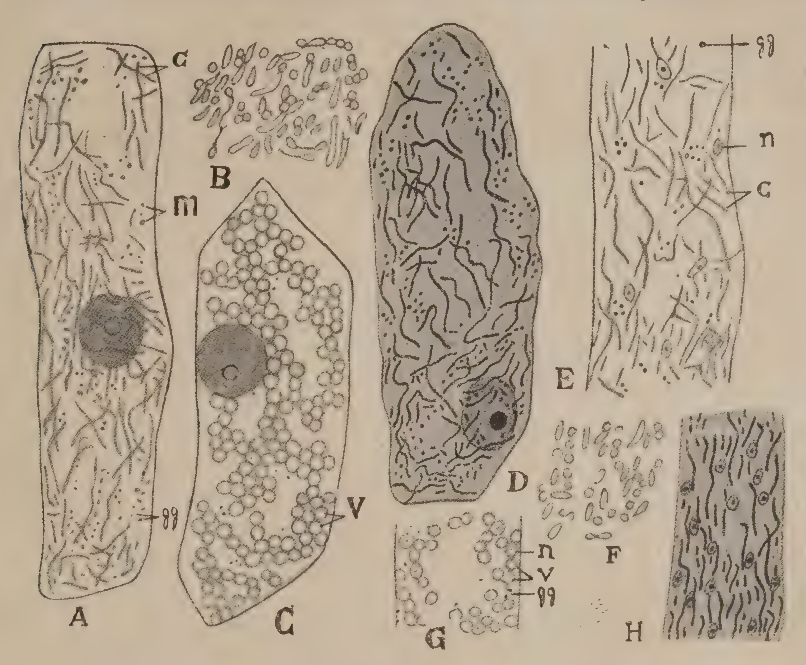


Fig. 19. — A, Cellules épidermiques de la Tulipe blanche, in-vivo. — *c*, Chondrioconte amylogène. — *m*, Mitochondries inactives. — *g*, Globules graisseux. — B, Chondriocontes de la même cellule en voie d'altéralion. — C, Cellule semblable, dans laquelle tout le chondriome est transformé en vésicules. — D, Cellule fixée et colorée par la méthode Regaud. — E, Filaments de *Saprolegnia* in-vivo; *n*, noyau; *c*, chondrioconte; *gg*, globules graisseux. — F, Chondriocontes du même champignon en voie d'altération. — G, Filament dans lequel tous les chondriocontes sont tranformés en grosses vésicules. — H, Filament fixé et coloré par la méthode de Regaud. (D'après Guilliermond).

forme de bâtonnets et de grains, et les chondriocontes que l'on observe plus tard résultent de l'accroissement des bâtonnets et des grains, de telle sorte que dans les cellules jeunes, il est impossible de distinguer les mitochon-

dries inactives des plastides. D'autre part, les mitochondries inactives sont susceptibles de prendre la forme de chondriocontes dans beaucoup de Végétaux, de sorte que les mitochondries inactives et les plastides de la Tulipe sont morphologiquement analogues aux mitochondries de *Saprolegnia*.

Tous les éléments du chondriome de Tulipe de même que ceux de *Saprolegnia* ne se colorent vitalement qu'avec la plus grande difficulté et seulement avec le violet de Dahlia.

Tous les éléments du chondriome de Tulipe se montrent très fragiles; ils sont particulièrement sensibles aux actions osmotiques qui les transforment en vésicules. Dans *Saprolegnia* les mêmes altérations sont constatables. Ces mêmes altérations ont également été décrites dans le chondriome de la cellule animale (Fauré-Frémiet et R. et H. Lewis). Policard, R. et H. Lewis et Cowdry ont démontré que le chondriome est détruit par une température de 40 et 45 degrés. Il en est de même pour les deux variétés de mitochondries de Tulipe et pour le chondriome de *Saprolegnia*. Les mitochondries de Tulipe se conservent très bien par le réactif iodo-ioduré en prenant une coloration jaune plus ou moins accentuée; elles sont conservées sans réduction par l'acide osmique. Les mêmes faits se constatent pour le chondriome de *Saprolegnia* et celui de la cellule animale.

Enfin, dans les deux cas, les caractères de fixation et de coloration sont analogues[1] et correspondent à ceux des

1. On sait au contraire que les chloroplastes offrent des caractères microchimiques un peu différents de ceux des autres plastides; ils sont beaucoup plus résistants vis-à-vis des fixateurs, mais ce n'est là qu'une propriété acquise et les chloroplastes résultent toujours de la différenciation d'éléments qui présentent tous les caractères microchimiques des mitochondries.

mitochondries animales. Si l'on ajoute à cela que, dans les cellules animales, les processus de pigmentation, qui ont été décrits, sont superposables à ceux qui se produisent pour la xanthophylle dans la Tulipe, on voit qu'il y a parallélisme complet entre les mitochondries animales et végétales.

F) *Interprétation de l'auteur*. — Il résulte donc aussi de tous ces faits qu'il est absolument impossible actuellement de séparer les plastides des mitochondries. Il n'est pas permis de séparer des éléments qui ont les mêmes aspects morphologiques et qui présentent les mêmes caractères physiques et microchimiques. Il n'est pas non plus permis, vu leurs fonctions différentes, de leur attribuer à tous la même valeur.

Voyons maintenant comment nous pouvons interpréter les faits.

A) Il est difficile d'admettre avec Sapehin, Scherrer et Mottier que les plastides sont des organites spéciaux aux Végétaux chlorophylliens sans aucune parenté avec les mitochondries de la cellule animale et des Champignons et que, seules, les mitochondries animales sont assimilables à ces dernières. En effet, on est bien obligé de reconnaître que les plastides ont les mêmes formes et les mêmes caractères microchimiques. Si l'on ajoute à cela que la majorité des travaux faits en cytologie animale aboutissent à la conclusion que les mitochondries ont un rôle élaborateur semblable à celui des plastides, notamment dans la genèse des pigments, on voit que cette théorie, rencontre d'énormes difficultés. On comprend mal en effet que des éléments de mêmes formes et de même constitution chimique, qui paraissent avoir un

rôle comparable, comme les plastides de la cellule végétale et les mitochondries de la cellule animale, ne soient pas homologuables. Pour justifier cette théorie, il faudrait supposer que les travaux qui ont mis en évidence le rôle élaborateur des mitochondries animales et auxquels ont participé les Maîtres de la cytologie sont inexacts et, bien que ce rôle ne puisse être considéré comme rigoureusement démontré, rien n'autorise à une semblable supposition. Dailleurs, comme l'a fait remarquer Guilliermond, il n'y a pas plus de raison pour assimiler plutôt les mitochondries inactives que les plastides aux mitochondries animales. Il n'y a pas de critérium qui permette cette assimilation plutôt que l'autre. Au contraire, ce sont en général les plastides qui par leurs dimensions et leurs fonctions ressemblent le plus aux mitochondries animales. Elles sont cependant parfois un peu plus grosses même dans les cellules embryonnaires. Les mitochondries inactives au contraire sont presque toujours un peu plus petites que les mitochondries animales et offrent plus rarement la forme si caractéristique de longs chondriocontes que l'on rencontre dans la cellule animale et dans les Champignons. On a vu précisément que Meves pour ces raisons est arrivé à une conclusion opposée à celle de Scherrer, Sapehin et Mottier et qu'il paraît admettre, au moins dans beaucoup de cas, que seuls les plastides sont des mitochondries, et qu'au contraire les éléments, qui subsistent à côté des chloroplastides dans les tissus chorophylliens et qui correspondent aux éléments que ces derniers auteurs assimilent aux mitochondries (mitochondries que nous appelons inactives), ne sont pas des mitochondries, mais des grains de métaplasme.

B) D'autre part, admettre que les plastides seuls correspondent aux mitochondries animales et que les mitochondries inactives sont des formations de nature différente, théorie que Meves semble adopter en partie, soulève les mêmes difficultés, parce qu'il n'y a pas non plus de critérium qui permette de distinguer ces éléments des mitochondries animales. Si les mitochondries inactives se présentent le plus souvent sous forme de grains ou de bâtonnets, elles ont incontestablement le pouvoir de se diviser et souvent peuvent prendre la forme de chondriocontes typiques.

C) Etant donné que les plastides et les mitochondries inactives, qui coexistent avec eux dans les Végétaux chlorophylliens, ont les mêmes caractères morphologiques, microchimiques et évolutifs, et répondent les uns et les autres à la définition des mitochondries, on est donc obligé d'admettre avec Guilliermond que le chondriome de la cellule des Végétaux chlorophylliens est constitué par deux variétés distinctes de mitochondries conservant leur individualité au cours du développement et dont l'une est affectée à la fonction chlorophyllienne. Il semble légitime également de penser avec le même auteur que cette dualité serait la condition de la photosynthèse qui distingue les Végétaux chorophylliens des autres êtres vivants.

Cette théorie est la seule qui soit conforme avec tout l'ensemble des faits observés ; elle repose sur une étude comparative aussi précise que possible de la cellule animale, de celle des Champignons et des Végétaux chlorophylliens. Elle a en outre l'avantage de concilier les opinions extrêmes. Elle est à notre avis la seule théorie qui, en l'état actuel de la Science, puisse subsister. De

nouveaux travaux sur la phylogénie des plastides et le rôle des mitochondries inactives dans la cellule végétale et une démonstration plus rigoureuse du rôle élaborateur du chondriome dans la cellule animale préciseront sans doute la question dans l'avenir.

Nous admettons donc la présence dans les Végétaux chlorophylliens de deux variétés distinctes de mitochondries dont l'une représente les plastides.

Les plastides se distinguent de l'autre catégorie de mitochondries par le fait qu'ils peuvent prendre au cours de l'évolution des formes plus volumineuses.

Il n'est pas impossible qu'il existe également plusieurs variétés de mitochondries dans la cellule animale, ainsi que l'admettent Regaud et Champy, et avant eux Delage, qui, discutant, dans son traité sur l'hérédité, la théorie d'Altmann, pense aussi qu'il doit exister plusieurs variétés de « bioblastes » porteurs de caractères héréditaires différents.

2° Le système vacuolaire. — Les faits que nous apportons sur le système vacuolaire vérifient les derniers résultats de Guilliermond. Ils ne résolvent pas la question de l'origine des vacuoles. On sait que de Vries, Went, Bokorny et Tswett ont admis que les vacuoles sont des organites permanents de la cellule enveloppés d'une membrane différenciées, et incapables de naître autrement que par division. S'appuyant sur cette opinion, Van Tieghem a rapproché les vacuoles des plastides ou leucites en les désignant sous le nom d'*hydroleucites*, mais la théorie de De Vries, Went, Bokorny, Tswett et Van Tieghem, ne s'appuie sur aucun fait précis, mais surtout sur des considérations théoriques d'ailleurs très contes-

tables. Cette théorie rencontre de très sérieuses objections : elle n'est soutenable qu'à la condition d'admettre que les vacuoles sont des organites à paroi différenciée, capables de sécréter les produits divers qui se rencontrent dans les vacuoles. Or les faits semblent en contradiction avec cette manière de voir. Les expériences de Pfeffer, Klebs, Nemec, Seifriz, ont démontré qu'on peut faire naître artificiellement dans le cytoplasme des vacuoles là où il n'en existait pas. Les travaux de Chodat et Boubier, ceux de Guilliermond, sur la plasmolyse, ne sont pas favorables à l'idée que la vacuole est entourée d'une membrane différenciée et il paraît plus vraisemblable d'admettre, avec Pfeffer et Chodat, que la membrane périvacuolaire est une membrane transitoire due en partie à la tension superficielle, en partie à une coagulation du cytoplasme sous l'influence du liquide vacuolaire. Dès lors, si la vacuole est une simple goutte d'eau renfermant diverses substances en solution, il est difficile d'admettre qu'elle se perpétue et se propage de cellules en cellules par division.

Nos recherches démontrent qu'il n'y a pas de cellules sans vacuoles dans les plantes que nous avons examinées, mais que le système vacuolaire présente les aspects les plus divers, selon le stade examiné. Dans les cellules des méristèmes, les vacuoles sont très petites et remplies de substances diverses, en solution colloïdale très épaisse. Ces substances sont douées d'un pouvoir électif très marqué pour les colorants vitaux ; ce sont ou des composés phénoliques ou une substance de nature inconnue colorable par l'hématoxyline. Ces vacuoles ont à ce moment une consistance semi-fluide. Elles offrent des formes rondes et surtout filamenteuses, pseudo-mitochon-

driales, parfois anastomosées en réseau. Ces vacuoles se conservent mal par les méthodes mitochondriales : la fixation le plus souvent contracte le contenu colloïdal au milieu de la vacuole, et ce contenu, s'il est formé par des composés phénoliques, conserve après coloration une teinte jaune due au bichromate de K, ou bien s'il est constitué par l'autre substance se colore par l'hématoxyline comme les mitochondries. Dans ce dernier cas, la vacuole apparaît alors, selon qu'elle est ronde ou filamenteuse, sous forme d'un petit corpuscule ou d'un filament coloré, entouré d'une zone hyaline incolore. Souvent même la fixation ne conserve pas la forme mitochondriale des vacuoles. Dans quelques cas exceptionnels, nous avons obtenu la fixation et la coloration des vacuoles sans contraction de leur contenu. Mais il est toujours facile, quand on y est habitué, de distinguer ces formations des éléments du chondriome. Elles ne sont que rarement colorées en même temps que le chondriome, le temps de régression nécessité pour leur différenciation n'étant pas le même que pour la différenciation du chondriome ; de plus, même quand elles sont colorées en même temps que le chondriome, elles se distinguent des mitochondries par la présence d'une auréole incolore très distincte. Ces vacuoles se transforment très rapidement dans les cellules les plus jeunes du méristème en se gonflant par absorption d'eau en vacuoles typiques, très fluides, renfermant des produits en solution très diluée qui ne se colorent plus par l'hématoxyline et ne montrent plus dans les préparations aucune trace de contenu figuré, à moins qu'elles ne renferment des composés phénoliques à l'état de précipité jaune par le bichromate. Ces vacuoles se fusionnent ensuite peu à peu pour finalement

ne plus former qu'une unique vacuole très grosse. L'évolution du système vacuolaire est donc conforme au schéma qu'en ont donné récemment Dangeard et Guilliermond.

On pourrait se demander, en raison des formes mitochondriales qu'elles offrent parfois dans les cellules les plus jeunes, si les vacuoles n'ont pas une origine mitochondriale. Cette opinion admise, d'abord par Guilliermond pour ce qui concerne l'origine des vacuoles à pigments anthocyaniques, a été abandonnée dans la suite par cet auteur. En effet Guilliermond a montré que dans les Champignons et les Phanérogames, on ne trouve jamais ni par l'examen vital, ni par les méthodes mitochondriales aucun passage entre les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles et les mitochondries. De plus, ces deux catégories d'éléments ont des réactions histo-chimiques tout à fait différentes. Si les formes pseudo-mitochondriales des vacuoles renferment parfois dans les Végétaux supérieurs des substances qui se colorent par les méthodes mitochondriales, il n'en est pas de même pour les Champignons dans lesquels le système vacuolaire reste toujours incolore dans les préparations traitées par les méthodes mitochondriales, même dans ses formes pseudo-mitochondriales. Il n'y a donc, comme l'ont démontré Pensa et Guilliermond, aucun rapport dans la constitution chimique du système vacuolaire et du chondriome : ces deux catégories d'éléments ont des réactions histo-chimiques tout à fait différentes. Nos recherches démontrent d'ailleurs que les formes pseudo-mitochondriales ne sont pas très fréquentes dans les Cryptogames vasculaires que nous avons étudiées ; dans les méristèmes des racines, et les tiges, elles sont en général rares et peu caractérisées ;

cependant elles sont toujours très nettes dans le plérome. On est donc obligé d'admettre par suite tout ce que nous avons vu que les vacuoles sont des éléments n'ayant aucune relation directe avec les mitochondries ; les formes pseudo-mitochondriales qu'elles affectent dans les cellules embryonnaires s'expliquent très probablement, comme le pense Guilliermond, par le fait qu'elles ont une consistance physique semblable à celle des mitochondries et sont par conséquent soumises aux mêmes influences physiques que ces dernières.

Nos recherches établissent que dans la cellule apicale des racines et des tiges des Cryptogames vasculaires étudiées (Fougères, Equisétinées), il n'y a, contrairement à ce qu'on observe en général dans les cellules des méristèmes, que de grosses vacuoles peu nombreuses, à contenu très fluide et non colorable par les méthodes mitochondriales ; au contraire, dans les cellules du méristème qui dérivent de sa division, on ne trouve que de nombreuses et très petites vacuoles, remplies de composés phénoliques ou d'une substance colorable par l'hématoxyline ferrique. Ces vacuoles présentent parfois des formes pseudo-mitochondriales. Dans l'oosphère des Fougères, on trouve d'abord de grosses vacuoles, sans contenu visible, et ensuite de très petites vacuoles, à contenu colorable, qui plus tard, grossissent de nouveau et se fusionnent. Il en est de même dans les cellules mères des spores des Fougères et des Equisétinées. Il semble donc que le système vacuolaire dans une même cellule puisse, selon l'état de son activité physiologique, affecter tour à tour l'aspect de nombreuses petites vacuoles, d'aspect pseudo-mitochondrial, semi-fluides, et de grosses vacuoles rondes très fluides, et que ces deux types soient réversibles.

Cette réversibilité a été observée pour les vacuoles à anthocyane des Phanérogames par Pensa. Enfin, il y a longtemps déjà que de Vries a observé des phénomènes de même ordre et très curieux qui semblent ne pas être connus des auteurs qui ont étudié récemment le système

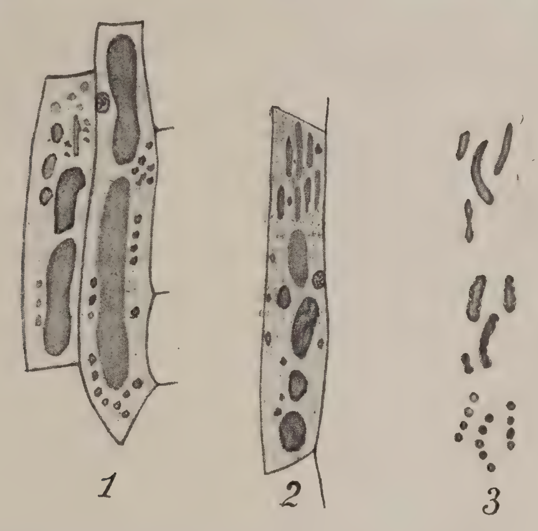


Fig. 20. — Cellules d'un poil secréteur de *Drosera rotundifolia*. Stades successifs de la fragmentation de la vacuole remplie d'anthocyane pendant la secrétion. Les petites vacuoles qui en résultent (3) prennent des formes pseudo-mitochondriales (d'après de Vries).

vacuolaire. De Vries constate que dans les poils sécréteurs de *Drosera rotundifolia*, les cellules au repos ont une seule vacuole remplie d'anthocyane. Dans les phases de sécrétion, cette vacuole se contracte et se morcelle en petites vacuoles qui prennent des formes filamenteuses pseudo-mitochondriales, très analogues à celles que l'on a constaté dans ces dernières années (fig. 20).

D'autre part, Guilliermond en étudiant la plasmolyse des cellules épidermiques de pétales de Tulipe, a cons-

taté que pendant la phase de contraction de la grosse vacuole remplie d'anthocyane, celle-ci forme sur sa périphérie, par bourgeonnement, une série de petites vacuoles filamenteuses qu'il rapproche des figures décrites par de Vries dans *Drosera* (fig. 21) ; quand on laisse revenir la cellule plasmolysée à son état normal, ces vacuoles se fusionnent de nouveau en une grosse vacuole.

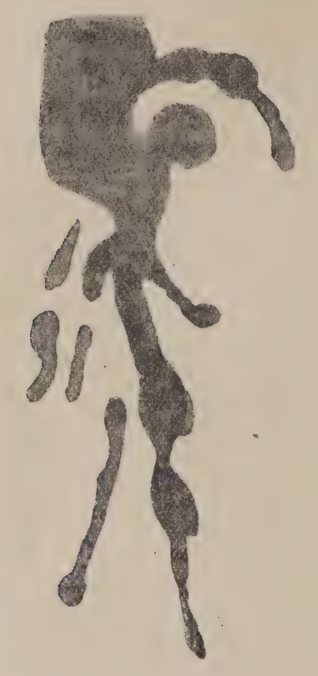


Fig. 21. — Formation de petites vacuoles de forme filamenteuse par bourgeonnement d'une grosse vacuole remplie d'anthocyane, observée pendant la plasmolyse des cellules épidermiques des pétales de *Tulipa suaveolens* (d'après Guilliermond).

Il semble donc que les vacuoles puissent alternativement, selon les phases d'activité physiologique et les conditions physiques de la cellule, se morceler en petites vacuoles, se contracter en se déshydratant, et prendre un aspect semi-fluide, puis ensuite se gonfler par absorption d'eau et se fusionner de nouveau en grosses vacuoles à contenu très fluide. Il est possible d'expliquer par des phénomènes de cet ordre la présence des petites vacuoles à corpuscules colorables par l'hématoxyline ferrique observées à certains stades dans les cellules mères des spores et dans l'oosphère, et qui semblent résulter du morcellement et de la contraction de grosses vacuoles à contenu non colorable. Si l'on admet que le contenu de la vacuole ne se colore que s'il est extrêmement concentré, on s'explique que la

contraction de la vacuole amène la production de corpuscules colorables dans son intérieur.

Il est plus difficile, pour les raisons que nous avons indiquées, d'admettre la théorie de de Vries et Van Tieghem qui considèrent les vacuoles comme de véritables organites incapables de se former autrement que par division de vacuoles préexistantes.

Les phénomènes de morcellement et de contraction, suivis de dilatation et de fusionnement que peuvent subir les vacuoles, qui peuvent être mis en évidence par la plasmolyse, n'excluent pas la possibilité de production *de novo* de nouvelles vacuoles et l'on peut penser qu'à certains moments, les grosses vacuoles arrivant au terme de leur développement se résorbent et sont remplacées par de nouvelles petites vacuoles formées *de novo*. La question est liée à celle du mode d'élaboration des produits qu'accumulent ces vacuoles. Or sur ce point nous ne savons rien. Ces produits sont évidemment élaborés par le cytoplasme et non par les vacuoles, mais nous ignorons s'ils précèdent ou suivent la formation des vacuoles : ils peuvent se diffuser dans des vacuoles préformées au fur et à mesure qu'ils se forment, ou bien se déposer directement dans le cytoplasme sous forme de substances semi-fluides, d'allure pseudo-mitochondriale, qui, douées d'un fort pouvoir osmotique, deviennent le centre de la formation d'une vacuole dans laquelle ils se dissolvent. Il est possible d'ailleurs que les deux modes de formation puissent exister à la fois. On pourrait même admettre aussi que l'élaboration de ces produits s'effectuant d'une manière à peu près constante dans la cellule, détermine la présence dans le cytoplasme de vacuoles permanentes.

Nos recherches n'apportent aucun renseignement

précis sur cette délicate question de l'origine des vacuoles.

3° Structure générale de la cellule. — Nos recherches contribuent à apporter une certaine lumière sur la question de la structure cellulaire, si discutée depuis quelques années. Elles nous conduisent à conclure, avec Guilliermond, que le cytoplasme de la cellule végétale se présente comme une substance d'apparence homogène, contenant en suspension des éléments figurés parmi lesquels il faut distinguer :

A) *Un chondriome*, dont une partie est affectée à la photosynthèse.

B) *Un appareil vacuolaire*, présentant parfois des formes pseudo-mitochondriales, et qui paraît être assimilable aux canalicules de Holmgren de la cellule animale.

C) *Des granulations graisseuses ou lipoïdes*, dont la constance est loin d'être démontrée.

4° Rôle des mitochondries dans l'hérédité. — On a souvent admis que les mitochondries jouent un rôle dans l'hérédité. En réalité, l'hérédité est un phénomène des plus complexes qu'il est très difficile de traduire morphologiquement. On ne saurait donc être assez prudent lorsqu'on envisage cette question. Cependant l'existence de deux variétés de mitochondries, éléments morphologiquement semblables, mais physiologiquement distincts, et qui sont incapables de se former autrement que par division, se transmettant de cellules en cellules, et dont les uns, les plastides ne paraissent pas s'épuiser même après une active élaboration est un point intéressant qui peut peut-être être pris en considération, au point de vue

du rôle possible des mitochondries dans l'hérédité. Si l'on admet, comme le font la majorité des cytologistes, que les chromosomes jouent un rôle dans l'hérédité, du fait qu'ils se transmettent par division d'une cellule à l'autre et participent à la fécondation, il n'y a aucune raison, *a priori*, pour refuser ce rôle aux mitochondries et à notre avis il est légitime de penser que tout élément, qui se propage d'une cellule à l'autre par division, participe à l'hérédité.

Benda et Meves ont été les premiers à formuler l'hypothèse que les mitochondries pourraient jouer un rôle dans l'hérédité. Ils s'appuyaient sur la démonstration qu'ils avaient apportés de la constance de ces éléments dans les cellules sexuelles mâles et femelles et sur ce fait que le chondriome des spermatozoïdes se trouvait toujours dans la partie qui pénètre dans l'œuf lors de la fécondation.

Cette théorie allait à l'encontre de la conception longtemps admise qui attribue au noyau seul un rôle dans l'hérédité laquelle fut combattue par beaucoup d'auteurs en particulier par Meves. Ce savant, sans exclure le rôle du noyau, attribuait aussi au protoplasme un pouvoir de transmission des qualités héréditaires. Godlewsky vint sérieusement appuyer cette hypothèse en réussissant à féconder des œufs d'Oursins dépourvus de noyau avec du sperme de Crinoïdes et obtint des produits de type exclusivement maternel. Ajoutons enfin que si on enlève à des œufs des fragments de protoplasme on provoque généralement des troubles graves du développement. Le cytoplasme joue donc un rôle dans l'ontogénèse. En superposant à ces notions physiologiques les notions cytologiques on entrevoit un rôle possible des mitochondries dans l'hérédité.

L'étude des organes sexuels des Fougères nous a montré au cours de l'évolution de l'anthérozoïde que les éléments mitochondriaux qui y jouent un rôle sont des chloroplastes et des mitochondries inactives. Les premiers sont à l'état de grains dans les cellules mères d'anthérozoïde. C'est à l'état de grain que le chondriome est transmis à la cellule sexuelle proprement dite.

On sait que le jeune anthérozoïde porte un certain temps avec lui une petite vésicule, reste du protoplasme de la cellule mère, dans laquelle les auteurs avaient déjà reconnu la présence de minuscules grains d'amidon. Nos recherches démontrent que cet amidon a pour origine des mitochondries granuleuses et que le corps de l'anthérozoïde proprement dit ne paraît renfermer qu'un chondriome exclusivement formé de mitochondries inactives.

Ces faits permettent de formuler l'hypothèse que la vésicule contenant les petits amyloplastides (anciens chloroplastes) étant toujours caduque, l'apport des mitochondries prédestinées à devenir des chloroplastes ne serait pas nécessaire de la part de l'anthérozoïde[1]. En effet nous savons par nos recherches que les plastides chargés de la fonction chlorophyllienne sont déjà représentés dans l'oosphère. Ces anciens plastides de l'œuf suffiraient donc pour assurer l'hérédité de la fonction chlorophyllienne qui serait donc un caractère exclusivement maternel. Ces petits plastides de la cellule mâle ne paraissent pas nécessaires puisque la cellule femelle en contient déjà. L'anthérozoïde paraît donc s'en débar-

1. Il est bon de faire remarquer que l'absence de plastides dans les anthérozoïdes n'est nullement générale et l'on sait depuis longtemps que les anthérozoïdes des Fucacées renferment toujours un plastide.

rasser en les laissant dans la vésicule. Bien qu'expulsés, ces petits plastides paraissent cependant encore rendre un service. Pendant que l'anthérozoïde est à la recherche d'une oosphère à féconder, ce qui peut durer un certain temps, les petits amyloplastides lui fourniraient, avant que la vésicule ne tombe, la nourriture nécessaire.

On sait que Scherrer et Mottier au cours de leurs travaux sur les Hépatiques ont démontré qu'il n'y a pas de plaste dans les cellules qui forment les anthérozoïdes de ces Végétaux. Le plaste n'est donc pas transmis aux cellules sexuelles mâles. Au contraire, selon Sapehin, il y aurait un plaste dans chaque anthérozoïde, mais Mottier pense que Sapehin aurait confondu le blépharoplaste avec un leucoplaste.

CONCLUSIONS

1° Il existe dans les Cryptogames vasculaires, comme dans les autres Végétaux chlorophylliens, un chondriome composé par deux catégories d'éléments distincts qui conservent leur individualité au cours du développement. L'une de ces catégories correspond aux *plastides ;* l'autre est représentée par des éléments qui ne jouent pas de rôle dans la photosynthèse, que nous désignerons provisoirement sous le nom de *mitochondries inactives*, parce que elles n'ont pas de rôle apparent et que leurs fonctions nous échappent encore. Ces deux catégories d'éléments présentent l'une et l'autre les caractères morphologiques des mitochondries de la cellule animale ; ce sont de petits organites incapables de se former autrement que par division ; elles offrent des formes de grains, bâtonnets, filaments ; elles sont capables de passer de l'une à l'autre de ces formes.

Il est souvent impossible de distinguer ces deux catégories d'éléments dans les cellules du méristème de Fougères et des Equisitinées, dont le chondriome, très semblable à celui de la cellule animale, est représenté par des éléments de même forme et de mêmes dimensions ; mais pendant la différenciation cellulaire, une partie de ces éléments seulement, qui représentent les plastides, tout en conservant les formes caractéristiques des mitochondries, deviennent nettement plus gros que

les autres mitochondries (mitochondries inactives), qui conservent leurs dimensions primitives. La distinction est poussée à l'extrême dans les tissus chlorophylliens où les plastides prennent la forme de gros chloroplastes. Dans quelques cas cependant, on observe même dans, les cellules des méristèmes, une différence très légère de dimension entre les deux catégories, d'éléments. Enfin les deux catégories se distinguent nettement au cours de la formation du sporange. Elles sont toujours très nettes dans tous les stades du développement des Sélaginelles où, dans les méristèmes, il n'existe qu'un seul plastide.

Les caractères morphologiques et histochimiques des plastides ne permettent pas de les séparer, comme l'ont fait Sapehin, Scherrer et Mottier, des mitochondries de la cellule animale. D'autre part les mitochondries inactives présentent également tous les caractères des mitochondries et leur nature mitochondriale ne peut être mise en doute, contrairement à l'opinion de Meves.

Les deux catégories d'éléments répondent donc à la définition des mitochondries et on ne peut trouver un critérium qui permette de les distinguer des mitochondries animales. Nous sommes donc amenés à admettre, avec Guilliermond, que les mitochondries inactives et les plastides constituent deux variétés distinctes de mitochondries évoluant séparément et que cette dualité est la condition de la photosynthèse.

2° Dans toutes les cellules, il existe un système vacuolaire renfermant en quantité plus ou moins grande des substances en solution colloïdale plus ou moins épaisse (composés phénoliques susceptibles de se transformer en anthocyane ou une autre substance paraissant

pouvoir se transformer en composés phénoliques) qui fixent énergiquement les colorants vitaux. Le système vacuolaire se présente dans les cellules embryonnaires assez fréquemment avec des formes pseudo-mitochondriales, à contenu colloïdal très épais, mais qui se différencient nettement des mitochondries par leurs caractères histochimiques. Ces formations doivent être séparées du chondriome. Elles ne correspondent pas aux mitochondries de la cellule animale et doivent plutôt être rapprochées des formations connues dans la cellule animale sous le nom de canalicules de Holmgren et peut-être aussi de l'appareil réticulaire de Golgi.

3° Dans toutes les cellules, il semble exister un nombre plus ou moins considérable de petites granulations, de nature probablement graisseuse ou lipoïde, correspondant aux microsomes de Dangeard. Ces granulations ne se colorent pas par les méthodes mitochondriales et ne peuvent être confondues avec les mitochondries.

4° Nos observations ne peuvent donc confirmer la théorie de Dangeard qui admet que ce sont les formes initiales du système vacuolaire et les microsomes qui correspondent au chondriome de la cellule animale, et que les plastides sont des formations spéciales aux Végétaux chlorophylliens. Ce sont au contraire les plastides et une autre variété de mitochondries, qui coexistent avec eux et que n'a pas vu Dangeard, qui sont homologables au chondriome de la cellule animale.

5° Nos recherches résolvent définitivement la question qui était restée jusqu'ici très obscure de l'origine

et de l'évolution des plastides dans les Cryptogames vasculaires, en démontrant rigoureusement que les plastides sont des organites qui existent dans toutes les cellules et se transmettent par division de l'œuf aux cellules embryonnaires. En même temps elles apportent une contribution à l'étude du cytoplasme de la cellule végétale.

Lyon, le 1er décembre 1920.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Alvarado. Plastosomas y leucoplastos en algunas fanerogamas *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biologicas de la Universitad de Madrid*, 1918.

— El chondrioma y el systema vacuolar en las celulas vegetales. *Boletin de la Real Societad Espanola de Historia natural*, 1918.

— Sobre el estudio del condrioma de la celula vegetal con el metodo tano argentico. *Ibid.*, 1918.

— Sobre el verdarero significado del" Sistema de fibrillas, conductor de las excitationes en las plantas de Nemec. *Boletin de la Real Societad Espanola de Historia natural*, 1919.

Altmann. Die Elementarorganismen, 2e éd., 1894.

Athias. Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire des Cheiroptères. *Arch. Biol.*, 1914.

Arbaumont (D'). Sur l'évolution de la chlorophylle et de l'amidon dans la tige de quelques végétaux. *Ann. Sc. nat. Bot.*, t. XIII, 1901.

Avadourova. Recherches sur la formation des pigments. *Arch. d'Anat. microscop.*, 1913.

Arnoldi (W.). Materialien zur Morphologie der Meeressiphoneen *Flora*, Bd. 5, 1913.

Arnold (J.). Uber Plasmastrukturen u. ihre funktionelle Bedeutung, Jena, 1914.

Beauverie. Sur le chondriome d'une Urédinée : le *Puccinia malvacearum*. *C. R. Soc. de Biologie*, 1914.

— Sur le chondriome des Basidiomycètes. *C. R. Ac. des Sciences.*

Belajeff. *Berichte der d. Bot. Gesellschaft*, 1889 et 1897.

Belzung. Recherches sur l'amidon et les grains de chlorophylle. *Ann. Sc. nat.*, Bot., t. V, 1887.

— Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et de chlorophylle. *Ann.*, *Sc. nat. Bot.*, t. XV, 1891.

— Sur le développement de l'amidon. *Journal de Bot.*, 1891.

— Note sur le développement de l'amidon dans les plantes germant à l'obscurité. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XIX, 1892.

— Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens. *Journ. de Bot.*, 1895.

BENDA. Die Mitochondria. *Ergebn. d. Anat. und. Entwickelungsgeschichte*, 1903.

BERTHOLD. Studien über Protoplasmamechanik, 1886.

BONNIER et LECLERC DU SABLON. Cours de botanique, fasc. IV.

BONNET (J.). L'ergastoplasme des Végétaux, *Anat. Anzeiger*, 1911.

— Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Arch. f. Zellforschung*, t. VII, 1912.

BOKORNY. Uber Aggregation. *Jahrb. f. wissensch. Botanik*, 1889.

BOUIN (P. et M). Sur le développement de la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. *Arch. d'Anat. microscop.*, t. II, 1899.

BOUIN. Ergastoplasma, pseudochromosomes et mitochondries. *Arch. der Botanik*, Bd. XXII, 1891.

BEZSSONOFF. Quelques nouveaux faits concernant la formation du périthèse chez les Erisiphacées, *Soc. mycol.*, 1914. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 1920.

COMBES (Raoul). Recherches microchimiques sur les pigments anthocyaniques. *Assoc. pour l'avanc. des Sciences*, Dijon, 1911.

— Sur la présence dans les feuilles et les fleurs ne formant pas d'anthocyane de pigments jaunes pouvant être transformés en anthocyane. *C. R. Ac. des Sciences*, 1914.

— Recherches sur les glucosides des Plantes. *Rev. gén. Bot.*, 1918.

COURCHET. Recherches sur les chromoleucites. *Ann. Sciences nat. Bot.*, 1888.

COWDRY (n° 4). 1° A comparaison of mitochondria in Plant and animals. *Biological Bull.*, 1917.

— 2° The cytology of the Myxomycètes with special reference to mitochondria. *Biol. Bull.*, 1918.

— 3° Publications of Carnegie Institution, 1918.

CHODAT et BOUBIER. Sur la plasmolyse et la membrane plasmique. *Journal de Bot.*, 1899.

CHODAT. Principes de Botanique.

DELAGE. L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale, Paris, 1895 et 1903.

DANGEARD. Note sur les corpuscules métachromatiques des Levures. *Bull. Soc. myc. de France*, 1916.

— La métachromatine des Mucorinées. *Ib.*, 1916.

— La métachromatine chez les Algues et les Champignons. *Bull. Soc. myc. de France*, 1916.

— Sur la nature et le rôle du chondriome. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.

— Nouvelles recherches sur la nature du chondriome et ses rapports avec le système vacuolaire. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1916.

— Le chondriome du *Saprolegnia*, sa nature et son rôle. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1916.

DANGEARD. Sur la nature et le rôle du chondriome. *C. R. Ac. Sc.*, 1918.
— Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *Comptes rendus Académie des Sciences.* 1er décembre 1919.
— La structure de la cellule végétale et son métabolisme. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
— Vacuome, plastidome et sphérome chez *Selaginella Kraussiana*, *C. R. Ac. Sciences*, 1920, 22 mars 1920, 1920.
— Vacuome, plastidome et sphérome chez l'*Asparagus verticillatus*, *C. R. Ac. Sciences*, 1920.
DANGEARD (Pierre). Sur l'évolution du système vacuolaire chez les Gymnospermes. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.
DERSCHAU (Von). Zum chromatin individual. der Pflanzenzelle. *Arch. f. Zellforschung*, 1914.
DOP. Recherches sur le rôle des différenciations cytoplasmiques du suçoir micropylaire de l'albumen de *Veronica persica. Rev. g. Bot.*, 1914.
DUBREUIL. Transformation directe des mitochondries et des chondriocontes en graisse dans les cellules adipeuses. *Comptes rendus société de Biologie*, 1911.
DUESBERG, 1910. Sur la continuité des éléments mitochondr. des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. *Anat. Anz.*, Bd. 35.
— Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 4, 1910.
— Plastosomen, « apparato reticulare interno » u. Chromidialapparat. *Erg der Anat. u Entwickelungsgesch.* Bd. 20, 1912.
DUESBERG et HOVEN. Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales. *Anat. Anz.*, Bd. 36.
EBERDT (O). Beiträge zur Entstehungsgeschichte der Stärke. *Jahrb. f. wissensch. Botanik.* Bd. XXII, 1891.
EMBERGER. Sur l'évolution du chondriome dans la racine des Fougères. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
— Sur l'évolution du chondriome dans le sporange des Fougeres. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
— Recherches cytologiques sur les Sélaginelles. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
— Sur les mitochondries végétales et animales (avec Mangenot). *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Etude du chondriome dans les organes sexuels des Fougères. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
ENGLER ET PRANTL. Die natürl. Pflanzenfamilien.
ERIKSSON. Développement primaire du mildiou au cours de la végétation de la pomme de terre. *Rev. g. Bot.*, 1917.

FAVRE et REGAUD. Recherches sur les formations mitochondriales de l'épiderme humain. *C. R. Soc. biolog.*, 1912.

FAMINTZIN (A.). Uber das Schicksal der Chlorophyllkörner in Samen und Keimungen. *Arbeiten d. bot. Laborat. der Akad Petrograd*, 1893.

FAURÉ-FRÉMIET. Etudes sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. d'anat. microscop.*, t. XI, 1911.

— Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. *Arch. Anat. microsc.* 1913.

— MAYER et SCHAEFFER. Sur la constitution et le rôle des mitochondries. *Ibid.*, 1909.

FORENBACHER. Die Chondriosomen und Chromatophorenbildung. *Ber. d. d. bot. gesellscheft*, 1912.

GUILLIERMOND (A.). Recherches sur la sporulation des Levures. *C. R. Ac. Sciences*, 1901.

— Recherches cytologiques sur les Levures. *Thèse de Doct. ès Sciences Sorbonne*, 1902.

— Contribution à l'étude de l'épiplasme chez les Ascomycètes. *Rev. g. Bot.*, 1904.

— Les corpuscules métachromatiques. *Bull. Institut Pasteur*, 1905.

— A propos des corpuscules métachromatiques. *Arch. f. Protistenkunde*, 1910.

— Les mitochondries des cellules végétales. *C. R. Ac. Sciences*, 1911.

— Sur la formation des chloroplastes aux dépens des mitochondries. *C. R. Ac. Sciences*, 1911.

— Sur l'origine des leucoplastes et le mode de formation de l'amidon dans la tubercule de pommes de terre. *C. R. Ac. Sciences*, 1911.

— Nouvelles remarques sur le mode de formation de l'amidon. *C. R. Soc. Biologie*, 1912.

— Recherches sur l'origine des plastes (leuco-chloro et amyloplastes) et sur le mode de formation de l'amidon. *Archives d'Anatomie microscopique*, 1912.

— Sur les mitochondries des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1913.

— Nouvelles recherches sur le chondriome des Champignons. *C. R. Ac. Sciences*, 1913.

— Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. *C. R. Ac. Sciences*, 1913.

— Observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris germanica*. *C. R. Soc. Biol.*, 1913.

— Nouvelles recherches sur le chondriome de *Pustularia vesiculosa*. *C. R. Soc. biol.*, 1913.

— Etat actuel de la question des mitochondries et de leur rôle physiologique. *Rev. gén. Botanique*, 1914.

— Recherches cytologiques sur le mode de formation des pigments anthocyaniques. *Rev. gén. Botanique*, 1914.

GUILLIERMOND (A.). Nouvelles recherches sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris germanica*. *C. R. Soc. biol.*, 1915.
— Recherches sur le chondriome des champignons et des Algues. *Rev. gén. Botanique*, 1915.
— Sur une nouvelle méthode permettant la différenciation des graines d'amidon au sein des mitochondries. *C. R. Soc. biol.*, 1916.
— Recherches sur l'origine des chromoplastes et le mode de formation des pigments carotiniens et xanthophylliens. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur de Tulipe. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Sur les altérations du chondriome de la fleur de Tulipe. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Contribution à l'étude de la fixation du cytoplasme. *C. P. Ac. Sciences*, 1917.
— Nouvelles recherches sur les caractères vitaux et les altérations du chondriome dans les cellules épidermiques des fleurs. *C. R. Ac. Sciences*, 1917.
— Sur la nature du chondriome. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.
— Remarques sur le chondriome des Champignons, à propos des récents travaux de M. Dangeard. *C. R. Soc. biol.*, 1918.
— Mitochondries et système vacuolaire. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.
— Sur la métachromatine et les composés phénoliques. *C. R. Ac. Sciences*, 1918.
— Sur la signification du chondriome. *Rev. gén. botanique*, 1918.
— Sur le chondriome et l'ergastoplasme dans le sac embryonnaire des Liliacées. C. *R. Ac. Sciences*, 1919.
— Sur les caractères du chondriome dans le sac embryonnaire de
— *Tulipa suaveolens* au début de sa différenciation. *C. R. Soc. biol.*, 1919.
— Mitochondries et symbiotes. *C. R. Soc. biol.*, 1919.
— Remarques sur l'origine des plastides. *Ann. Sciences nat.*, 1919.
— Observations vitales sur le chondriome de la cellule végétale et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments carotiniens et xanthophylliens. *Rev. gén. Botanique*, 1919.
— Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.
— Sur les éléments figurés du cytoplasme. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.
— Sur la mitochromatine des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Sur l'origine des vacuoles dans quelques racines. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries. *C. R. Soc. biol.*, 1920.

Guilliermond (A.). Observations vitales sur le chondriome des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Sur les relations entre le chondriome et la mitochromatine des Champignons. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Sur la métachromatine. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen des Liliacées. *C. R. Ac. Sciences,* 1920.
— Sur la structure de la cellule végétale. *C. R. Ac. Sciences,* 1920.
— Sur la sphérome de M. Dangeard. *C. R. Soc. Biol.,* 1920.
— A propos de deux notes récentes de M. Dangeard. *C. R. Soc. Biol.*, 1920.
— Nouvelles remarques sur la coexistence de deux variétés de mitochondries dans les Végétaux chlorophylliens. *C. R. Soc. biol.*, 1920.
— Observations vitales sur le chondriome d'un *Saprolegnia. C. R. Ac. Sciences*, 1920.
— Nouvelles recherches cytologiques sur un *Saprolegnia. C. R. Ac. Sciences*, 1920.
— Caractères distinctifs du chondriome et de l'appareil vacuolaire chez les végétaux. *C. R. Soc. biol.,* 1920.
— Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire des végétaux. *C. R. Ac. Sciences,* 1920.
— Sur les constituants morphologique du cytoplasme. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

Galippe. Nouvelles recherches sur la présence d'éléments vivants dans le tissu musculaire normal (parasitisme et microbiose). *Ac. de médecine*, 1910.

Godfrin. Anatomie comparée des cotylédons. *Ann. Sc. nat.*, t. XIX, 1884.

Gris. Recherches microscopiques sur la chlorophylle. *Anat. d. Sc. nat.*, 1857.

Guieysse-Pelissier. Les différenciations cytoplasmiques. *Rev. gén. Sciences,* 1909.

Haberlandt. Uber die Entstehung der Chlorophyllkörner in der Keimblätter von *Phaseolus vulgaris. Bot. Ztg.,* 1877.

Hoven, 1911. Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. *Anat. Anzeiger*, Bd. 39.
— 1912. Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. *Arch. f. Zellforschung*. Bd. 8.

Janssens, van de Pute et Helsmortel. Le chondriome des Champignons. *La cellule*, 1913.

Kozlowski. Opowstawaniu plastydow z chondrjozomow w komorkach roslinnych. *Acad. de Krakowie,* 1919.

Laguesse. Le Pancréas, *Rev. g. Histol.*, 1905.

Laguesse. Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert Janus. *Soc. Biol.*, 1912.
— Mitochondries et symbiotes. *Soc. Biol.*, 1919.
Levi (G). La costituzione del protoplasma studiata su cellule viventi coltivate in vitro. *Archivio di Fisiologica*, 1916.
Lewis (R. et H.). Mitochondria in tissue culture. *The American Journal of Anatomie*, 1915.
Lewitzky. Uber die Chondriosomen in Pflanzlichen Zellen. *Ber. d. d. bot. Gesellsch.*, 1911.
— Die Chloroplastenanlagen in lebenden et fixierten Zellen bei *Elodea*. *Ibid.*, 1912.
— Die vergleichende Untersuchung über dis Chondriosomen in lebenden et fixierten Pflanzenzellen. *Ibid.*, 1912.
— Die Chondriosomen als Sekretbildner bei Pilzen. *Ibid.*, 1913.
Lumière (A.). Le Mythe des symbiotes. Masson, éditeur, Paris.
Luna. Ricerche sulla biologia dei chondriosomi. *Arch. f. Zellforsch.*, 1913.
Lundgard. *Jahrb f. wissensch. Bot.*, 1910 et *Arch. f. Zellforschung*, 1911.
Loyez (Mlle). Les premiers stades de la vittellogenèse chez quelques Tuniciers. *C. R. Ass. des Anat.*, 1909.
Löwschin. Myelinformen und Chondriosomen. *Ber. d. Bot. Gesell.*, 1913 et 1914.
— Zur Frage ü. d. Bildung v. Anthocyan in Blättern der Rosen. *Ber. d. d. bot. gesellschaft*, 1914.
Mangenot (G.). Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les Fucacées. *C. R. Ac. Sc.*, janvier 1920.
— Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les Fucacées. *C. R. Ac. Sc.*, janvier 1920.
— Sur l'évolution du chondriome et des plastes dans l'anthéridie des Fucacées. *C. R. Soc. Biologie*, mars 1920.
— Sur l'évolution du chondriome des Vaucheria. *C. R. Ac. Sc.*, juin 1920.
— Sur l'évolution du chondriome des Floridées. *C. R. Ac. Sc.*, juin 1920.
— Sur les mitochondries animales et végétales (avec Emberger). *C. R. Soc. Biol.*, mars 1920.
Mascré. Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. *C. R. Ac. Sc.*, 1919.
Maximov. Sur les chondriosomes des cellules vivantes des plantes. *Anat. Anzeiger*, 1912.
— Sur les méthodes de fixation et de coloration des chondriosomes. *Soc. Biol.*, 1916.
Meves. Uber das Vorkommen v. Mitochondrien in Pflanzenzellen. *Ber. d. d. gesellsch.*, 1904 et *Archiv. f. Mikrosc. Anat.*, 1911.
— Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante von A. Meyer. *Ber. d. Deutsch. Bot. ges.*, 1916.

Meves. Ueber das Vorkommen von M. bezw. chondriomiten in Pflanzenzellen. *Ber. d. d. bot. gesellscheft*, 1904.
— Die chondriosomen als Fräger erblicher Anlagen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 72.
— Historisch Kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, 1917.
Meyer (A.). Uber die Struktur der Stärkekörner. *Bot. Ztg.*, 1881.
— Uber dis Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. *Ber. d. d. Bot. gesellsch.*, 1911.
— Das Chlorophyllkorn in chem. morpholog. und biolog. Beziehung. Leipzig, 1883.
— Die Allinante Zugleich. ein Antwort auf die Darstellung von Guilliermond. *Ber. d. d. Bot. ges.*, 1916.
Michaelis. Die vitale Fartung. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1899.
Mikosch. Uber die Entstehung der Chlorophylls *sitz d. Kais. Akad. Wien*, 1878.
Millardet. Note sur une matière colorante nouvelle découverte dans la Tomate, 1876.
Miller. The origin of chloroplastes in the cotyledons of *Helianthus annuus*. *Bot. gaz.*, t. LI, 1911.
Mirande. Observation sur le mode de formation cytologique de l'anthocyane. *Ac. Sc.*, 1916.
— Sur le chondriome, les chloroplastes et les corpuscules nucléolaires du protoplasme des *Chara*. *Ac. Sciences*, 1919.
— Sur la formation cytologique de l'amidon et de l'huile dans l'oogone des *Chara*. *Ibid.*, 1919.
Mohl. Sur la chlorophylle. *Ann. Sc. nat.*, 1838.
— Sur la structure de la chlorophylle. *Bot. Ztg.*, 1855.
Moreau (F.). L'origine et la transformation des pigments anthocyaniques. *Soc. Bot. de France*, 1914.
— L'origine de la rhodoxanthine de l'arille de *Taxus baccata*. *Soc. Bot. France*, 1914.
— Sur l'origine de l'anthocyane dans les divers organes des végétaux. *Soc. Biol.*, 1914.
— Sur l'origine mitochondriale de la lycopine. *Soc. Bot. Fr.*, 1916.
— Le chondriome et la division des mitochondries chez les *Vaucheria*. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1914.
— Sur la formation des corpuscules métachromatiques dans les mitochondries granuleuses. *C. R. Soc. Biol.*, 1914.
Moreau (Mme). Le chondriome des Urédinées. *Soc. Biol.*, 1914.
Mottier. Les chondriosomes et les primordia des chloroplastes et des leucoplastes. *Ann. of Bot.*, 1918.
— Plastides. *Academy of Sciences Proceedings*, 1918.

Mulon. Modes de formation du pigment figuré de la cuticule surrénale. *C. R. Soc. Biol.*, 1912.

Nemec. Sur la néoformation expérimentale des vacuoles dans les cellules entourées d'une membrane. *Sitz. der kais. Akad. Wien*, 1906.

Nicolosi-Roncati. Formaz. mitoch. negli elementi sem. masch. dell *Helleborus fœtidus. Boll. del' orto bot. della R. Univers. die Napoli*, 1910, t. II.

— Mitochondri, condriosomi nelle cell. veget. *Bull. S. N. ital.*, 1911.

Naegeli. Das Wachstum der Stärkekörner.

Orman. Recherches sur les différenciations cytoplasmiques dans les Végétaux. *La Cellule*, 1912

Pensa. Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. *An. Anzeiger*, 1910.

— Osservazioni di morfologia e biologica cellulare nei vegetali. *Arch. f. Zellforsch*, 1912.

— Fatti e considerazioni a proposito di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. *Mèmorie der R. Istituto Lombardo de Sienze e Lettere*, 1917.

Pfeffer. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas med. über osmotische Vorgänge. *Abhandl. der math. phys. der Könige1 Sächsichen Gesell. der Wissench.*, 1890.

Policard. Rôle du chondriome dans la formation des cristallisations intracellulaires de la cellule hépatique. *Soc. Biol.*, 1912.

— Attitudes fonctionnelles du chondriome des cellules hépatiques, 1912.

— Sur la structure des mitochondries. *C. R. Soc. Biol.*, 1909.

— Sensibilité des mitochondries à la chaleur. *Soc. de Biolog.*, 1912.

Portier. Les symbiotes. Masson, éd., 1919.

Prenant. L'origine mitochondriale des pigments. *Soc. Biol.*, 1913.

Regaud. Les mitochondries, organites de la fonction éclectique et pharmacopexique des cellules, *Revue de médecine*, 1911.

— Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les mammifères. *Arch. d'anat. microsc.*, 1910.

— Mitochondries et Symbiotes. *C. R. Soc. Biologie*, 1919.

Renaut (J.). De l'activité sécrétoire et de la fonction glandulaire. *Soc. Biol.*, 1909.

Rudolph. Chondriosomen et Chromatophoren. *Ber. d. d. Bot. gesellsch.*, 1920.

Sachs. Uber die Keimung des Samens von *Allium Cepa. Bot. Ztg.* 1883.

Sapehin. Untersuch. ü. die Individualität der Plastide. *Ber. d. d. Bot. gesell.*, 1913 et Odessa, 1913.

Seifriz. Observations on the structure of Protoplasme by aid of microdissection. *Biological Bull.*, 1918.

Scherrer. Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros. Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1913 et *Flora*, 1914.

Schiller. Uber die Entsteh. der Plastiden aus dem Zellkern *öster. Bot. Zeitschrift*, 1909, Wien.

Schimper. Unters. ü. die Entstehung der Stärkekörner. *Bot. Ztg.*, 1880.

— Unters. ü. das Wachstum der Stärkekörner. *Bot. Ztg.*, 1881.

— Unters. ü. die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkör ner. *Bot. Ztg.*, 1883.

— Unters. ü. die chlorophyllkörner u. die ihnen homol. Gebilde. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 1885.

— Sur l'amidon et les leucites. *Ann. des Sc. nat.*, 1887.

Smirnow. Uber die Mitoch. und die golgischen Bildungen. *An. Hefte*, 1907.

Stöhr. Entstehung der Chlorophyllkörner in d. Epidermis. *Sitz d. Kais. Akad. Wien.*

Strasburger. Anlage der Embryosackes, etc., Festschrift, 70ten Geburtstage Haeckels, Iena, 1904.

— Das botaniche Praktikum, 1887.

Trécul. Des formations vésiculaires des cellules végétales. *Ann. Sciences nat.*, 1858.

Tswett. Etudes de physiologie cellulaire. *Arch. des Sc. nat.* Genève, 1896.

— Sur la membrane périplasmique. *Journ. de Bot.*, 1899.

Van Tieghem. Traité de Botanique.

Verne (J.). Sur la nature du pigment rouge des Crustacés. *C. R. Soc. Biol.* 1920.

Vouk. Laubfarbe und. Chloroplastenbildung. *Sitz der. k. Akad.*, 1909.

Vries (A. de). Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. *Jahrb. f. rin. Bot.*, 1885.

— Ueber die Aggregation in Protoplasma von *Drosera rotundifolia Bot. Ztg.*, 1886.

Wagner. Recherches sur la formation des plastides dans les grains de pollen de *Veratrum. Soc. des Sc. natur. de Kiel*, 1915.

Wakker. Studien über die Inhaltskörper. Pflanzenzellen. *Jahrb. wiss. Bot.*, 1888.

Weiss. Sitz. der k. Akademie, Wien, 1877.

Went. Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. *Jahrb. f. rin. Bot.*, 1888.

Wiesner. Entstehung des Chlorophylls in den Pflanzen. Wien, 1887.

Wilson. Les chondriosomes des spermatozoïdes. *Proceed. of the nat. Acad. of Sc.*, U. S. A., 1916.

Willstätter. *Ann. der Chem.*, 1916.

Woycicki. Ueber die mitochondrienähnlichen Gebilde in den Gonotokonten und Zonen bei *Malva sylvestris. Sitz. wiss. Ges. Warschau*, 1912.

Zimmermann. Beiträge zur Morph. und Physiol. der Pflanzenzellen, 1890-93.

TABLE DES MATIERES

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY

PLANCHES

PLANCHE I

Prothalle des Polypodiacées.
Anthéridie d'Adiantum capillus Veneris.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule épidermique de prothalle destinée à évoluer en anthéridie. Début de la transformation : les chloroplastes (P) résorbent leur amidon. La cellule est encore pleine de composés phénoliques en plages remplissant de grandes vacuoles (C P). Mitochondries inactives (M). Sous la cellule fragment cellulaire d'une cellule ordinaire du prothalle avec ses chloroplastes : 1/12ᵉ et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellule épidermique de prothalle destinée à évoluer en anthéridie à un stade plus avancé que 1. Les chloroplastes (P) ne sont plus que des fuseaux. Les vacuoles sont plus petites, les composés phénoliques (C P) plus rares. Mitochondries inactives (M). 1/12ᵉ et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Cellule entourant l'anthéridie mûre. 1/12ᵉ et oc. comp. 6.

P = Chloroplastes, M mitochondries inactives. C P. Composés phénoliques.

Fig. 4. — Jeune cellule mère primordiale des anthérozoïdes. On distingue les anciens chloroplastes (P) devenus chondriocontes, certains ont encore l'allure de plastides, à côté de mitochondries inactives (M). 1/12ᵉ et oc. comp. 12.

Fig. 5. — Cellules mères primordiales des anthérozoïdes plus évoluées. Chondriocontes provenant des anciens plastes ; bâtonnets et mitochondries granuleuses inactifs à peine reconnaissables des plastes. 1/12ᵉ et oc. comp. 12.

Fig. 5 *a*. — Jeune sac embryonnaire de Tulipe, d'après Guilliermond 1.500 fois.

Fig. 6 et 7. — Cellules mères d'anthérozoïdes. Mitochondries granuleuses. 1/12ᵉ et Oc. comp. 12.

Fig. 8 et 9. — Anthérozoïdes formés dans la cellule mère montrant le chondriome de la future vésicule. Le chondriome visible est constitué par les anciens chloroplastes élaborant maintenant de minuscules grains d'amidon. Le chondriome n'a pas été différencié dans le corps spiralé ; cet organe apparaît ainsi en noir. 1/12ᵉ et oc. comp. 12.

Fig. 10 à 13. — Anthérozoïdes mûres : deux rangées de mitochondries granuleuses. 1/12ᵉ et oc. comp. 12.

Fig. 13 *a*. — Spermatozoïde de *Bombinator*, d'après Champy.



PLANCHE I

Evolution cytologique de l'anthérozoïde des Fougères.

PLANCHE II

Prothalle des Polypodiacées.

Oosphère.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule du prothalle de Polypodiacées : gros chloroplastes remplis d'amidon (P), grandes vacuoles remplies de composés phénoliques précipités en plages et en grains (C P). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Oosphère très jeune en voie de formation : chondriocontes provenant des anciens plastes, mitochondries en bâtonnets et grains. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Cellule entourant une oosphère jeune (chloroplastes (P) et mitochondries inactives accolées aux plastes (M). V = vacuoles à composés phénoliques. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 4. — Cellule du col d'une jeune archégone : chondriocontes (anciens plastes (P) et mitochondries inactives (M). V = vacuole. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 5. — Jeune oosphère plus évoluée (comme fig. 2). Les vacuoles disparaissent. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 6. — Oosphère plus évoluée que 6 ; chondriocontes typiques (anciens plastes). Les vacuoles (V) sont réduites à de très petites vacuoles renfermant un corpuscule coloré. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 7. — Oosphère avant la maturité : chondriome granuleux et vacuoles (V). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 8. — Cellule entourant l'oosphère des stades 6 et 7. 1/12e et oc. comp. 6. (P = chloroplastes, M = mitochondries inactives, V = vacuole à composés phénoliques accolés aux plastes).

Fig. 9. — Oosphère mûre : les éléments mitochondriaux s'allongent de nouveau. Vacuoles (V). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 10. — Oosphère mûre prête à recevoir l'anthérozoïde. 1/12e et oc. comp. 6. Les mitochondries inactives ne se distinguent plus des plastes.

Fig. 11. — Cellule entourant l'oosphère mûre. 1/12e et oc. comp. 6. (P = chloroplastes, M = mitochondries inactives).

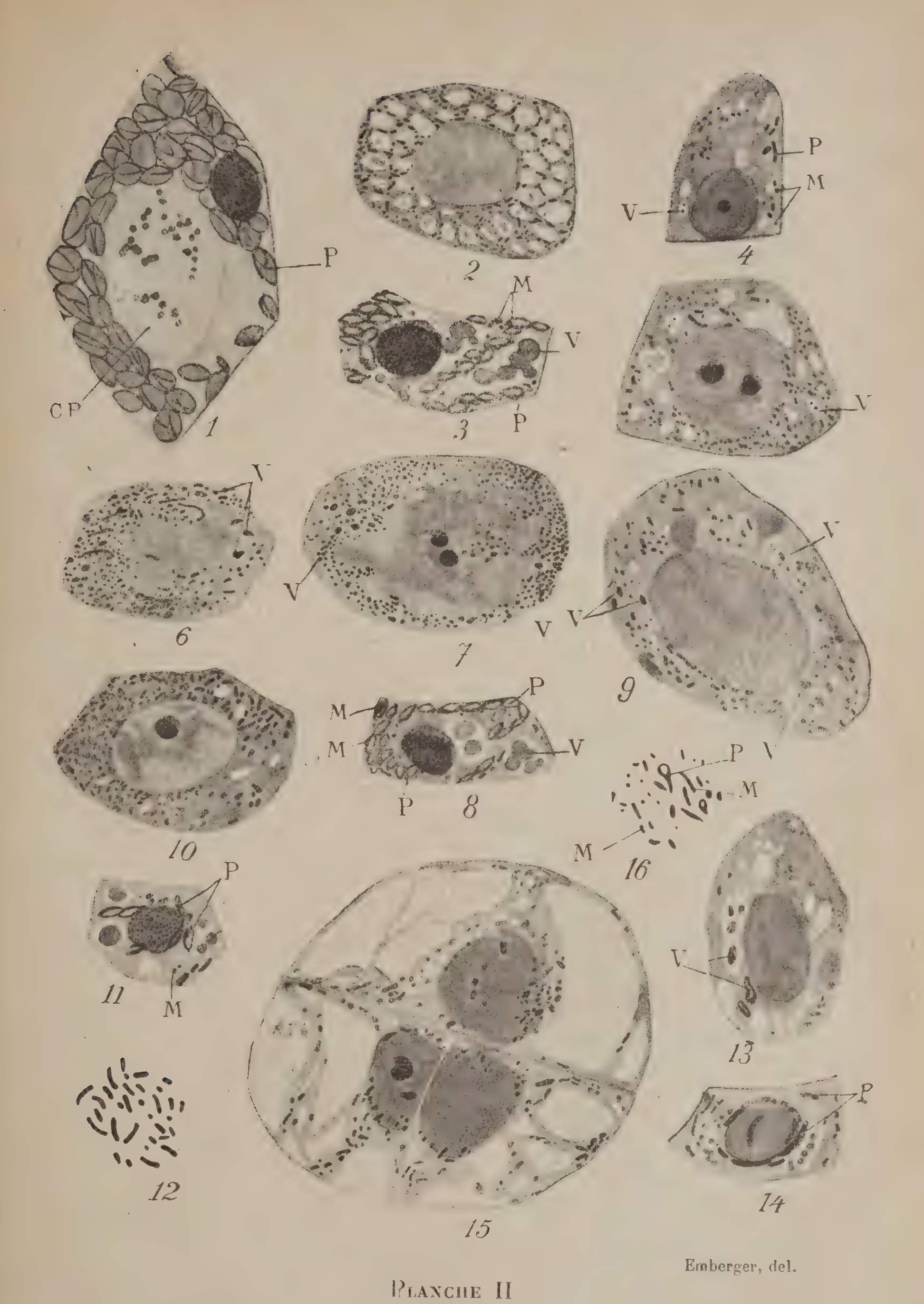
Fig. 12. — Chondriome de l'oosphère mûre vu à un très fort grossissement environ 2.500 fois.

Fig. 13. — Cellule du col d'un archégone presque mûr. Les vacuoles V disparaissent. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 14. — Cellule entourant l'oosphère fécondé. Les plastes (P) ont entièrement résorbé leur amidon. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 15. — Embryon de 4 cellules d'*Adiantum capillus Veneris* : plastides, chondriocontes, bâtonnets et grains. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 16. — Détail du chondriome de l'embryon figure 15, vu à 2.000 fois. Les deux variétés de mitochondries sont visibles. (P = Plastides, M = Mitochondries inactives).



Emberger, del.

PLANCHE II

Evolution cytologique de l'oosphère des Fougères.

PLANCHE III

Racine d'Athyrium Filix femina.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule apicale de racine : Mitochondries élaboratrices P, petits chondriocontes, bâtonnets et grains inactifs M. 1/12e et oc. comp. 6.

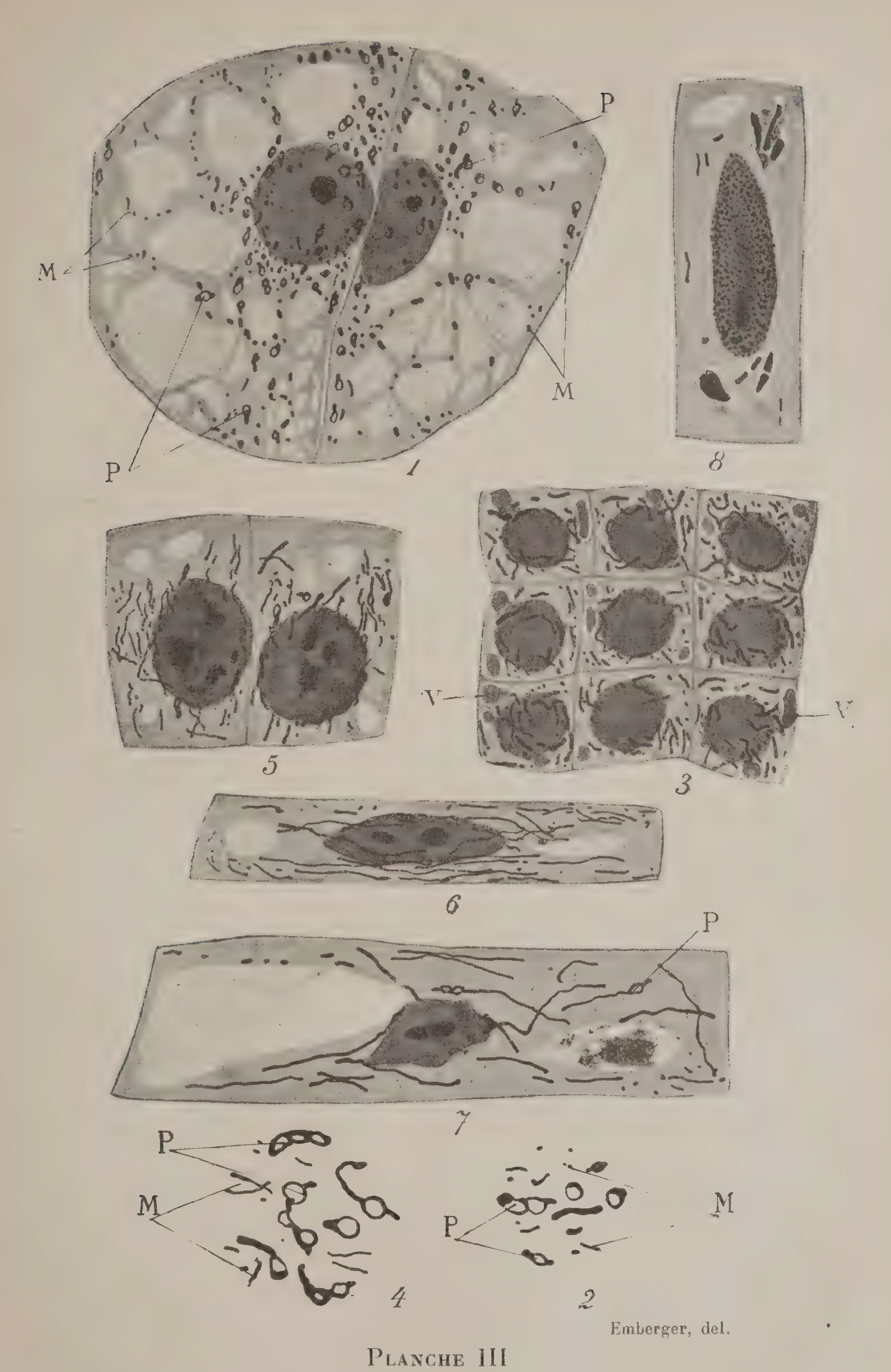
Fig. 2. — Chondriome de la cellule apicale 1 vu à un grossissement de 3.000 fois montrant les deux variétés de mitochondries (P = Plastide, M = Mitochondries inactives).

Fig. 3. — Parenchyme cortical : amyloplastides en forme de chondriocontes épais, mitochondries inactives sous forme de bâtonnets, grains et parfois minces chondriocontes. 1/12e et oc. comp. 6. V = Vacuoles remplis de composés phénoliques.

Fig. 4. — Chondriome de la figure 3 vu à un grossissement de 3.000 fois, montrant les deux variétés de M. (P = Plastides, M = Mitochondries inactives.

Fig. 5. — Cellules du cylindre central près de la cellule apicale : l'amidon se résorbe.

Fig. 6 et 7. — Cellules du cylindre central. Longs chondriocontes portant çà et là un petit grain d'amidon (P) non résorbé, bâtonnets et grains.



Emberger, del.

PLANCHE III

Évolution cytologique de la racine des Fougères.

PLANCHE IV

Tige et feuille de Fougères.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellules du point végétatif d'une feuille d'*Athyrium Filix mas* : courts chondriocontes, bâtonnets et grains. Composés phénoliques dans les vacuoles (V). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules du point végétatif d'une feuille d'*Athyrium Filix mas*, à un stade plus évolué que 1. Les chloroplastes se forment. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Chondriome d'une cellule du stade de la figure 2, vu à un fort grossissement. 1/12e et oc. comp. 12. P = futurs chloroplastes, M = mitochondries inactives.

Fig. 4. — Méristème foliaire d'*Athyrium Filix mas*, avec ses jeunes chloroplastes et les mitochondries inactives. P = jeunes chloroplastes, M = mitochondries inactives. 1/12e et oc. comp. 12.

Fig. 5. — Cellule apicale de la tige de *Pteris aquilina* (coupe oblique) plastides et mitochondries inactives en courts bâtonnets et grains. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 6. — Cordon procambial de la tige de *Pteris aquilina* : allongement des éléments du chondriome. M = Méristème stélique. 1/12e et oc. comp. 6.

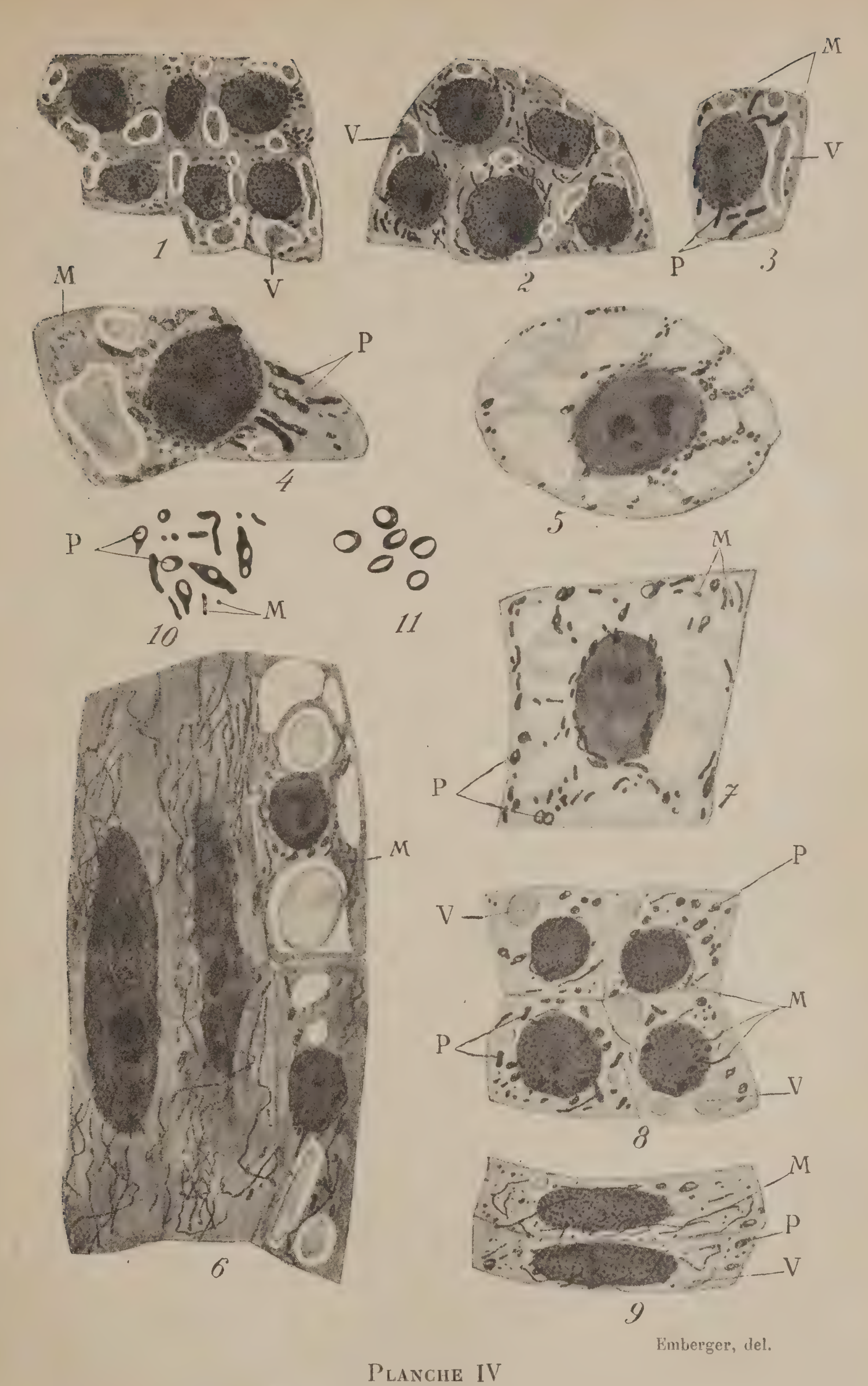
Fig. 7. — Parenchyme stélique. 1/12e et oc. comp. 6 (Plastides P et mitochondries inactives M).

Fig. 8. — Parenchyme cortical de *Pteris aquilina* : plastides (P), chondriocontes, bâtonnets et grains inactifs M. 1/12e et oc. comp. 6. V. vacuole à composé phénolique.

Fig. 9. — Parenchyme cortical très jeune de *Pteris aquilina* : petits plastides (P), chondriocontes, bâtonnets et grains inactifs (M). 1/12e et oc. comp. 6. V. vacuole à composé phénolique.

Fig. 10. — Chondriome de la figure 7 vu à un très fort grossissement (P. = Plastes, M = Mitochondries inactives).

Fig. 11. — Amyloplastides des figures 8 et 9 vus à un très fort grossissement.



Emberger, del.

PLANCHE IV

Évolution cytologique de la feuille et de la tige des Fougères.

PLANCHE V

Sporange d'une Fougère (Scolopendrium vulgare et Asplenium ruta muraria).

(Figures réduites de 1/4.)

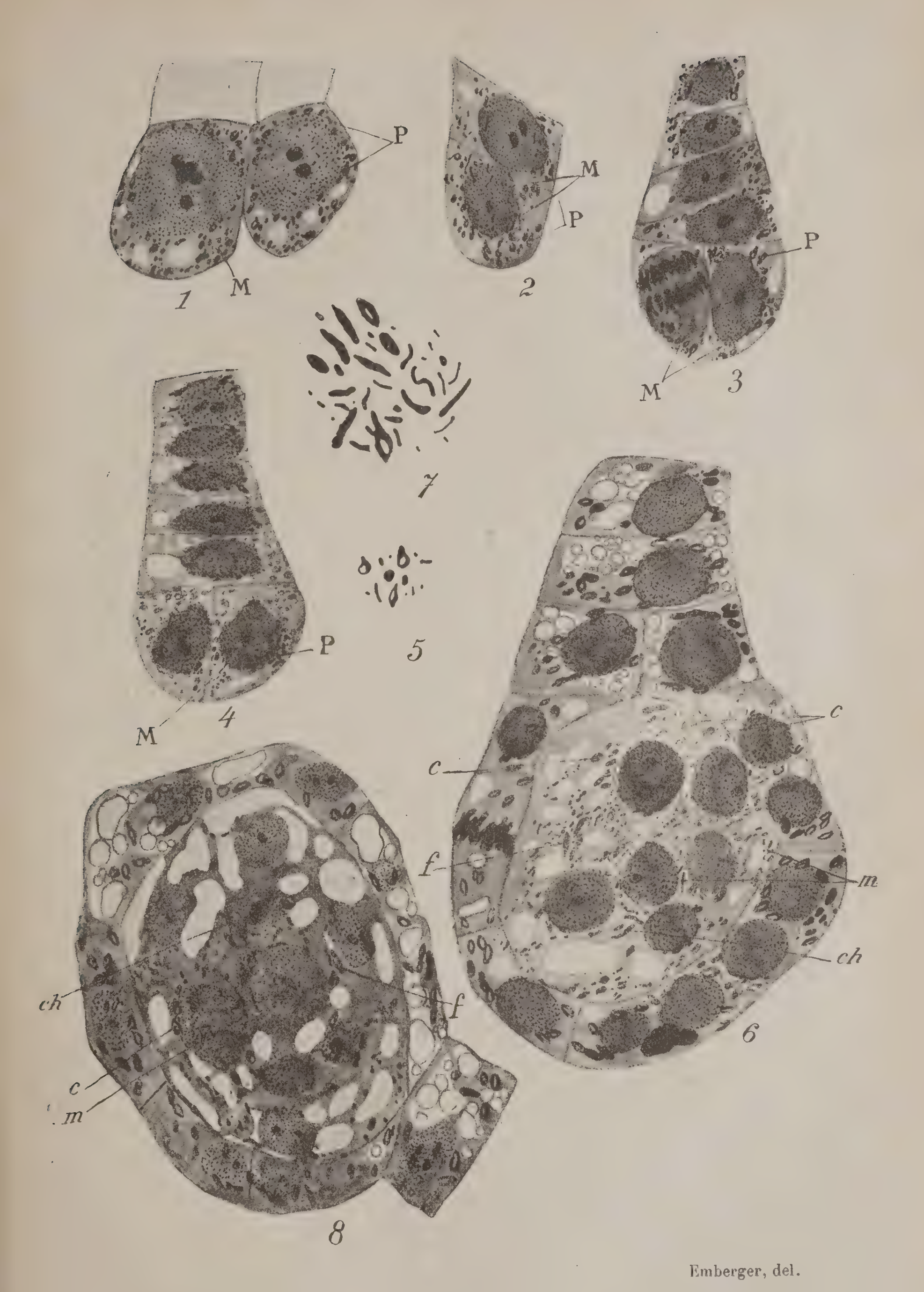
Fig. 1 à 4. — Très jeunes Sporanges de *Scolopendrium vulgare*. 1/12e et oc. comp. 6. P = Chloroplastes, M = Mitochondries inactives.

Fig. 5. — Détail du chondriome des figures 1 à 4 vu à un plus fort grossissement (1/12e et oc. comp. 12) et montrant les deux variétés de mitochondries : Chloroplastes et mitochondries inactives.

Fig. 6. — Sporange d'*Asplenium ruta muraria*, au début du stade cellules mères primordiales. Les chloroplastes résorbent leur amidon et se transforment en chondriocontes. A côté d'eux coexistent des chondriocontes, des mitochondries en bâtonnets et en grains. 1/12e et oc. comp. 6. c = chloroplastes, ch = chondriocontes (anciens chloroplastes), f = chloroplastes fusiformes, m = mitochondries inactives.

Fig. 7. — Détail du chondriome de la figure 6 vu à un très fort grossissement et montrant tous les stades de transformation des chloroplastes en chondriocontes, ainsi que la variété de mitochondries inactives.

Fig. 8. — Autre stade de cellules mères primordiales d'*Asplenium ruta muraria*. Stade plus évolué que figure 6. 1/12e et oc. comp. 6. c = chloroplastes, ch = chondriocontes (anciens chloroplastes), m = mitochondries inactives, f = chloroplastes fusiformes.



Emberger, del.

PLANCHE V

Évolution cytologique du sporange des Fougères.

PLANCHE VI

Sporange de Fougères. (*Suite.*)

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Sporange d'*Asplenium ruta muraria*, au début du stade cellules mères. Chondriocontes provenant en partie des chloroplastes, bâtonnets et grains dans les cellules mères et dans les couches nourricières. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules mères d'*Asplenium ruta muraria*, entourées de l'assise nourricière. (Fragment de l'intérieur d'un sporange arrivé à ce stade.) Dans les cellules mères, tous les éléments mitochondriaux se sont segmentés, alors que dans l'assise nourricière ils n'ont pas encore subi de transformation. Les plus gros grains et les plus gros chondriocontes sont les anciens chloroplastes. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Cellules mères de *Pteris aquilina*, au moment de la formation des spores. Chondriome entièrement granuleux et en courts bâtonnets. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 4. — Spore de *Pteris aquilina* : bâtonnets et grains dont les plus gros sont les futurs chloroplastes. 1/12e et oc. comp. 6 (P. futurs chloroplastes. M. mitochondries inactives).

Fig. 5. — Détail du chondriome de la cellule mère de la figure 2. Les plus gros de ces éléments sont les anciens chloroplastes, les autres plus petits sont les mitochondries inactives.

Fig. 6. — Détail du chondriome de l'assise nourricière de la figure 2. Il y a une légère différence de chromophilie entre les divers éléments. Les plus noirs représentent les anciens plastes, les autres les mitochondries inactives.

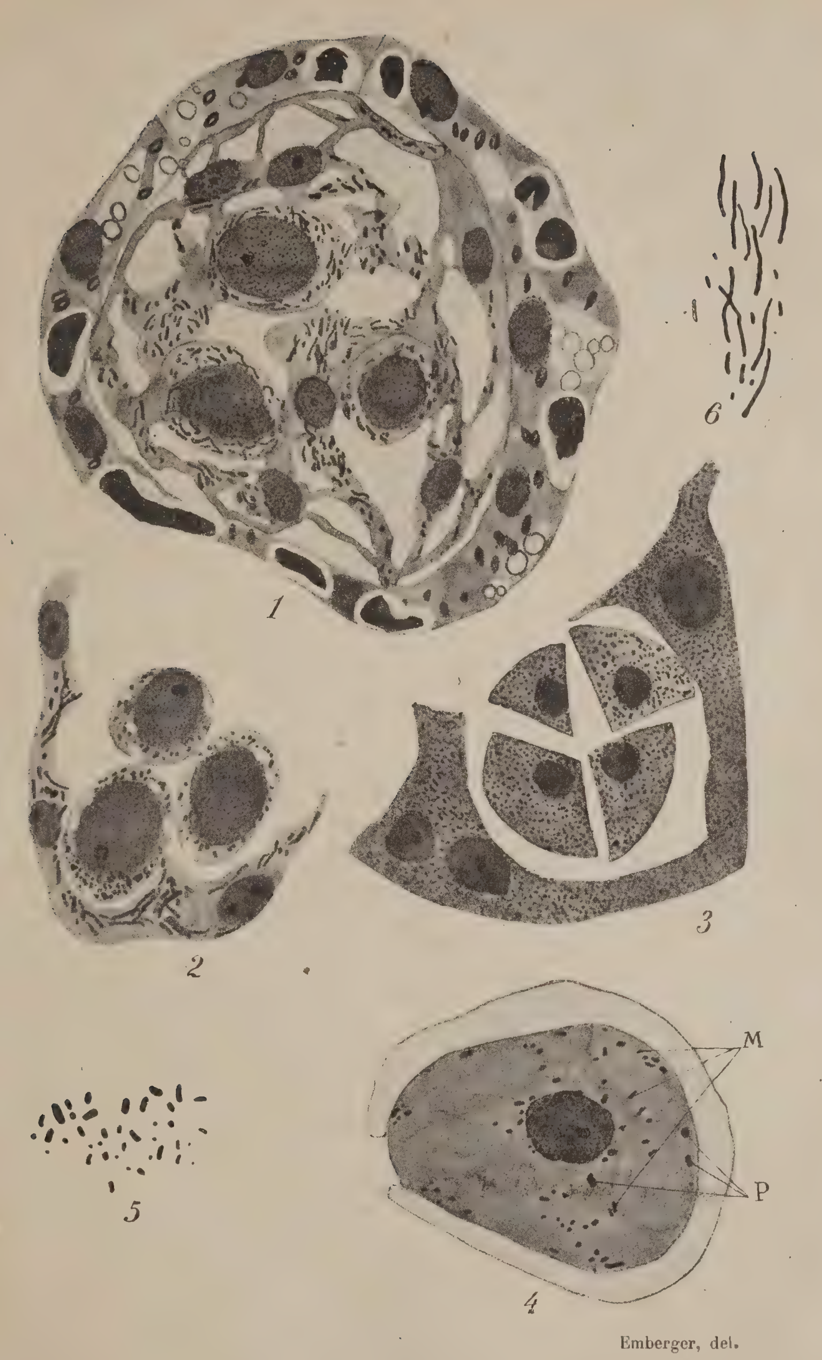


PLANCHE VI

Évolution cytologique du sporange des Fougères.

PLANCHE VII

Stomate des Fougères et des Sélaginelles.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1 à 5. — Evolution d'un stomate de *Scolopendrium vulgare*. On distingue bien les deux variétés de mitochondries (chloroplastes et mitochondries inactives), excepté dans 4 et 5 où seuls les chloroplastes sont visibles la différenciation à l'alun de fer ayant été trop poussée. 1/12ᵉ et oc. comp. 6 P = chloroplastes, M = Mitochondries inactives.

Fig. 6. — Cellule épidermique de feuille de *Scolopendrium vulgare*, montrant ses chloroplastes et ses mitochondries inactives. 1/12ᵉ et oc. comp. 6.

Fig. 7. — Détail du chondriome d'un jeune stomate (fig. 1). Les éléments les plus gros et les plus chromophiles sont les plastes. 1/12ᵉ et oc. comp. 12.

Fig. 8. — Cellules de la base du tubercule foliaire de *Selaginella emelliana*. Chaque cellule contient un plaste (P) ; puis des chondriocontes, des bâtonnets et des grains mitochondriaux inactifs M. 1/12ᵉ et oc. comp. 6. V = vacuole.

Fig. 9. — Cellule entre la base et la pointe du tubercule foliaire de *Selaginella emelliana*. Chaque cellule contient un plaste (P) accolé au noyau, puis des chondriocontes, des bâtonnets et des grains inactifs (M) 1/12ᵉ et oc. comp. 6. V = vacuole.

Fig. 10. — Cellule de la pointe du tubercule foliaire de *Selaginella emelliana*. Un plaste (P) et des mitochondries granuleuses inactives M. 1/12ᵉ et oc. comp. 6. V = vacuole.

Fig. 11. — Méristème de la tige aérienne de *Selaginella emelliana*. Un plaste par cellule (P), à côté mitochondries granuleuses et de vacuoles, contenant une substance inconnue, qu'il est impossible de distinguer des mitochondries. 1/12ᵉ et oc. comp. 6.

Fig. 12. — Cellule âgée d'une feuille de *Selaginella emelliana*. Quelques chloroplastes (P), des bâtonnets et des mitochondries granuleuses inactives (M). 1/12ᵉ et oc. comp. 6. V = vacuole à composé phénolique.

Fig. 13. — Fragment de spore de *Selaginella emelliana*. Un plaste (P) et mitochondries en bâtonnets et grains (M). 1/12ᵉ et oc. comp. 6.

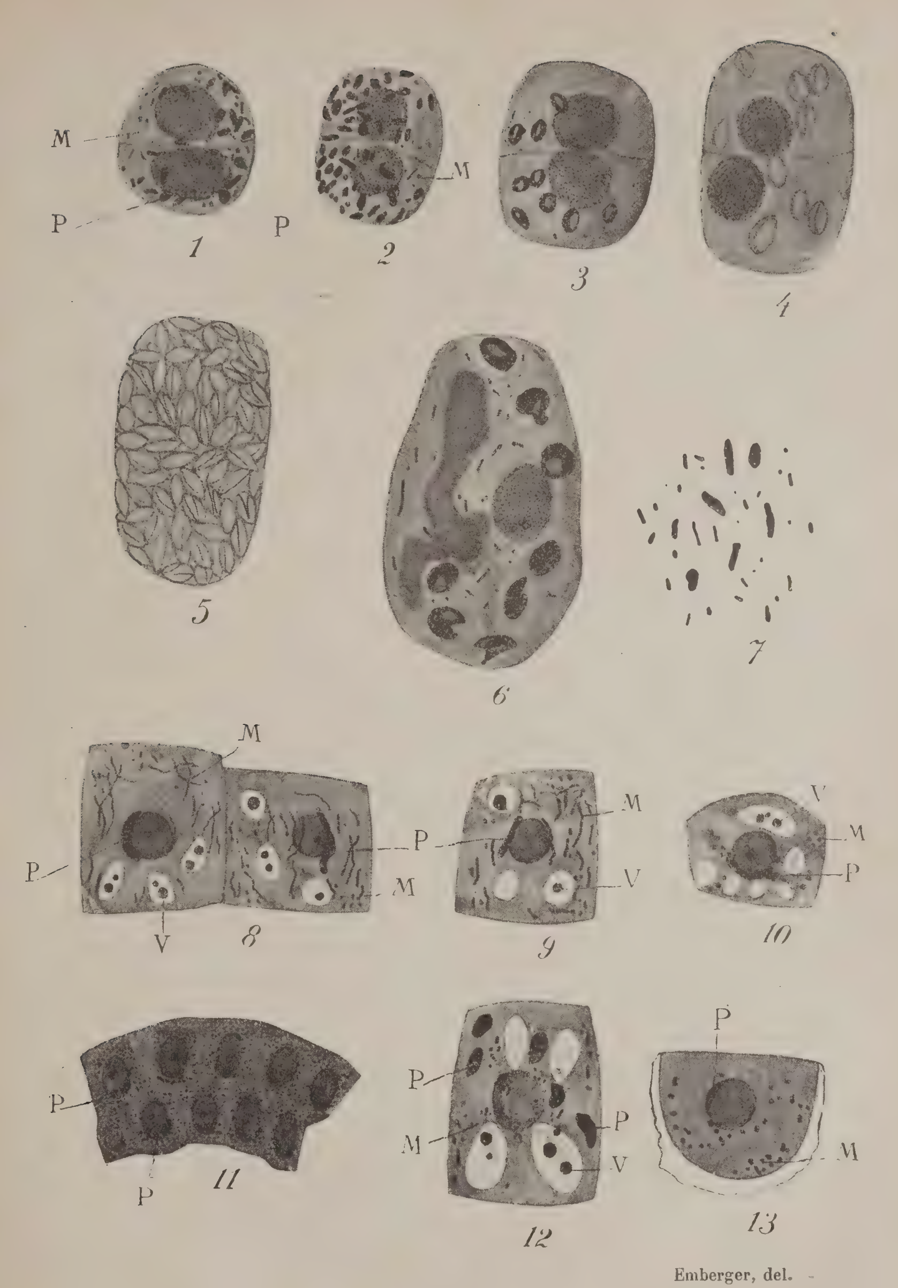


PLANCHE VII

Évolution cytologique du stomate des Fougères. Évolution cytologique des Sélaginelles.

PLANCHE VIII

Racine et tige aérienne d'Equisetum.

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Cellule de racine d'*Equisetum limosum*, situées tout près de la cellule apicale : Chondriome composé de plastides (P) et de mitochondries inactives (M). 1/12e et oc. comp. 12.

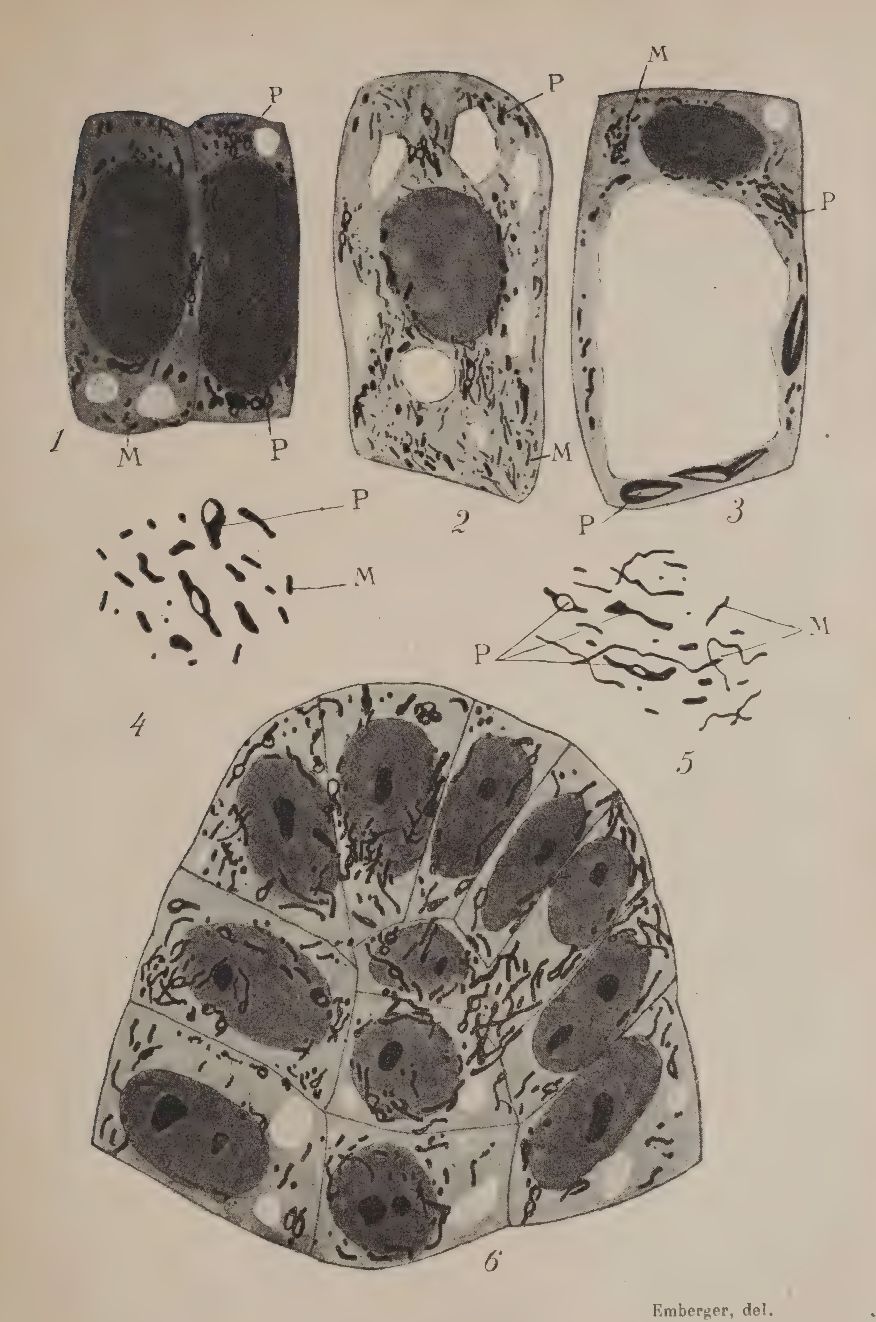
Fig. 2. — Parenchyme cortical de racine d'*Equisetum arvense*, assez évolué. On distingue admirablement les deux variétés de mitochondries : les plastides (P) et les mitochondries inactives (M). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3. — Ecorce de la racine d'*Equisetum arvense*. Les plastides se sont développés et sont devenus des plastes typiques (P). Coexistence d'autres mitochondries (M). 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 4. — Chondriome de la figure 1 vu à un grossissement de 3.000 fois P = Plastides, M = Mitochondries inactives.

Fig. 5. — Chondriome de la figure 2 vu à un grossissement de 3.000 fois P = Plastides, M = Mitochondries inactives.

Fig. 6. — Point végétatif de la tige aérienne d'*Equisetum arvense*, contenant un chondriome, dans lequel il est impossible de distinguer les jeunes plastides des autres mitochondries ; quelques chondriocontes cependant élaborent de l'amidon. 1/12e et oc. comp. 12.



Emberger, del.

PLANCHE VIII

Évolution cytologique de la racine et de la feuille d'*Equisetum*.

PLANCHE IX

TIGE ET SPORANGE D'EQUISETUM.

(Figures réduites de 1/4.)

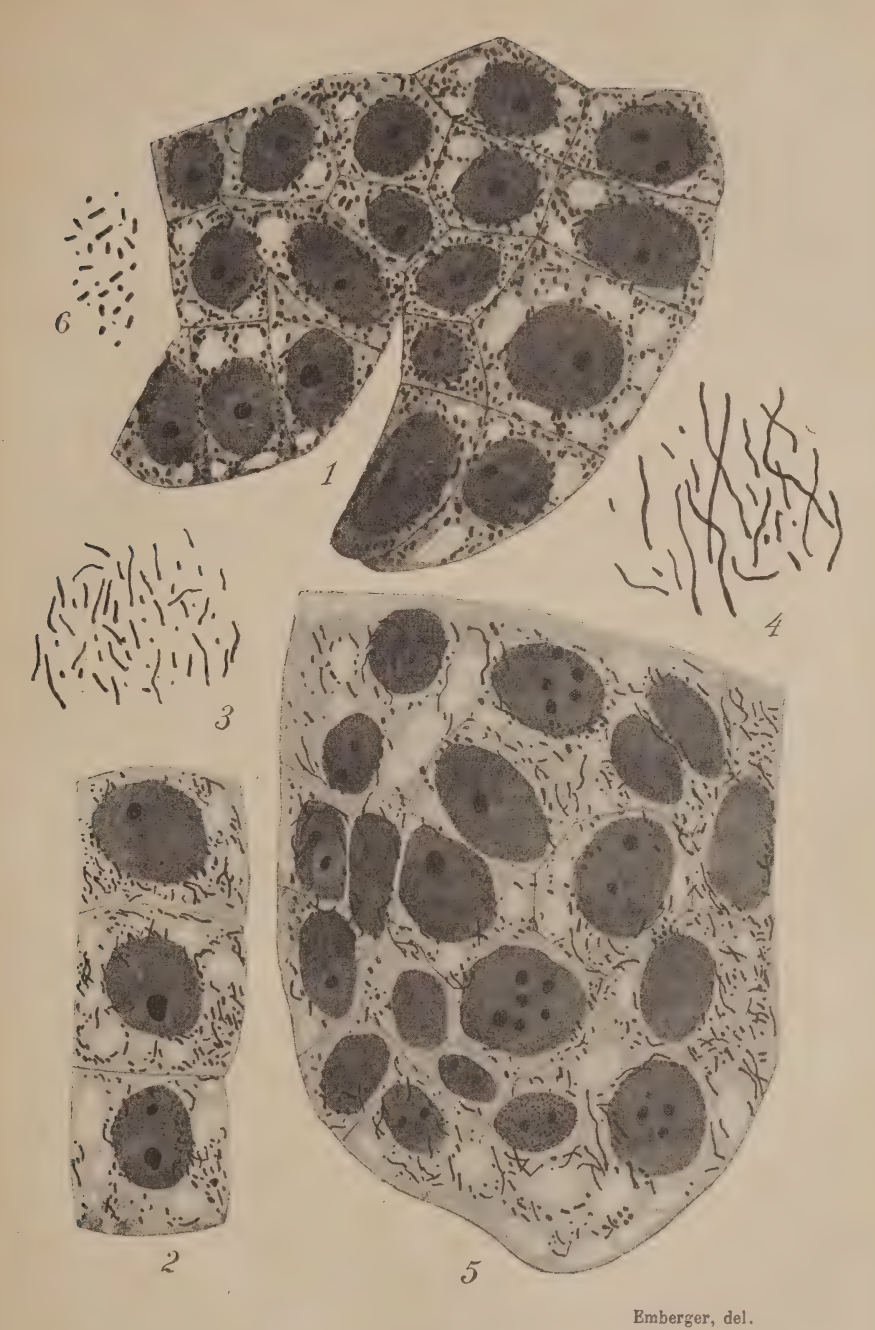
Fig. 1. — Très jeune tige d'*Equisetum limosum*. Chondriome absolument homogène semblable à celui du sac embryonnaire de Tulipe de la Planche I figure 5 *a*. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules mères primordiales de sporange d'*Equisetum limosum*, 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 3 et 4. — Chondriomes des cellules du stade de la figure 2 vu à un très fort grossissement. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 5. — Très jeune sporange d'*Equisetum limosum*. 1/12e et oc. comp. 6.

Fig. 6. — Chondriome de la figure 1 vu à un très fort grossissement.



Emberger, del.

PLANCHE IX

Évolution cytologique de la tige et du sporange d'*Equisetum*.

PLANCHE X

Sporange d'Equisetum. (*Suite.*)

(Figures réduites de 1/4.)

Fig. 1. — Début du stade cellule mère du sporange d'*Equisetum limosum*. Chondriome sous forme de chondriocontes, de bâtonnets et de grains. Les vacuoles deviennent de plus en plus petites. Les éléments mitochondriaux se sectionnent. 1/12[e] et oc. comp. 6.

Fig. 2. — Cellules mères du sporange d'*Equisetum limosum*. Bâtonnets et grains mitochondriaux et figures vacuolaires V.

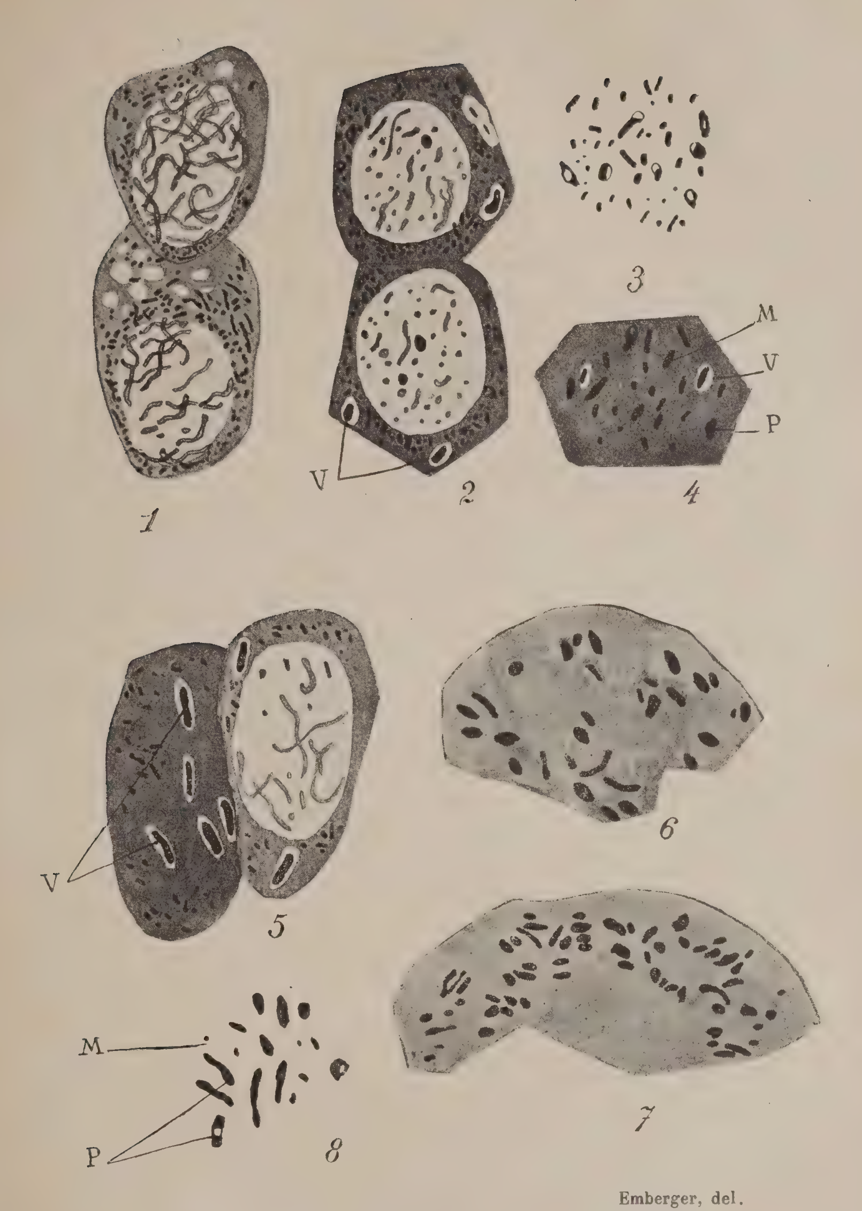
Fig. 3. — Chondriome de la figure 1 vu à un très fort grossissement et montrant les deux variétés de mitochondries. 1/12[e] et oc. comp. 12.

Fig. 4. — Fragment de chondriome de la figure 2 vu à un très fort grossissement montrant les plastides (P) et les mitochondries inactives (M). (Le cytoplasme à été teinté afin de voir les vacuoles V). V = figures vacuolaires. 1/12[e] et oc. comp. 12.

Fig. 5. — Figures vacuolaires (V) dans les cellules mères de spores d'*Equisetum limosum*.

Fig. 6 et 7. — Fragments de spores d'*Equisetum arvense :* plastes et mitochondries inactives. 1/12[e] et oc. comp. 6.

Fig. 8. — Détail du chondriome de la spore d'*Equisetum arvense,* vu à un très fort grossissement. (P = Plastide, M = Mitochondrie granuleuse).



Emberger, del.

PLANCHE X

Évolution cytologique du sporange d'*Equisetum*.

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY

L'ORIGINE INDÉPENDANTE

DU

SYSTÈME NERVEUX

SYMPATHIQUE

L'ORIGINE INDÉPENDANTE

DU

SYSTÈME NERVEUX SYMPATHIQUE

PAR

RENÉ CAMUS

Docteur ès sciences.

Assistant à la Clinique des maladies cutanées et vénériennes
de l'Université de Strasbourg.

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

—

1921

TABLE DES MATIÈRES

L'ORIGINE INDÉPENDANTE
DU
SYSTÈME NERVEUX
SYMPATHIQUE

I

INTRODUCTION [1]

Avant la publication de notre étude morphologique sur le développement du système nerveux sympathique de Rana esculenta dans l'*Archiv für mikroskopische Anatomie* (1912) on admettait presque universellement que le sympathique ne formait pas un organe à part, qu'il était dès son origine sous la dépendance du système nerveux cérébrospinal, et qu'il en dérivait. Toutefois, on lui reconnaissait une certaine autonomie. Les auteurs qui soutenaient l'origine cérébro-spinale du sympathique étaient pourtant en désaccord complet en ce qui concerne le mode de formation première de ce système. La question restait donc toujours ouverte.

Nous avons rangé ces auteurs en quatre groupes, à savoir : ceux qui faisaient dériver les premières ébauches sympathiques soit des nerfs spinaux, soit des ganglions

1. Ce travail est la suite de celui que nous avons exécuté à l'Institut zoologique de Strasbourg et intitulé : Ueber die Entwicklung des sympathischen Nervensystems beim Frosch. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1912, vol. LXXXI. Le lecteur voudra bien s'y reporter pour la bibliographie jusqu'en 1910 et pour les figures.

rachidiens, soit du tube médullaire ou des ébauches ganglionnaires latérales.

Et nous pourrions pour faire ressortir davantage les divergences au sein des différents groupes, classer les auteurs sous d'autres points de vue, et même introduire des subdivisions, mais cela nous entraînerait trop loin.

Parmi les auteurs qui partent des *nerfs spinaux*, d'aucuns parlent de bourgeonnement, d'excroissance, d'épaississement des nerfs rachidiens (Balfour, Held, Neumayer, Kohn). D'autres prétendent que la formation des ganglions sympathiques est liée à la réunion des deux racines dorsale et ventrale (Hoffmann, Neumayer). Julin, qui a décrit chez l'Ammocœtes des nerfs spinaux dorsaux et ventraux qui restent distincts dans toute leur étendue, a cependant constaté la présence de ganglions sympathiques correspondants.

La majorité des auteurs s'est prononcée en faveur des *ganglions spinaux*. Il s'agirait de masses avancées ou d'allongements de ces ganglions, ou de parties détachées, ou d'épaississements des ganglions spinaux dans l'axe de la racine dorsale. Marcus s'est rangé dans le parti de l'opposition depuis sa découverte d'un gros ganglion sympathique dans le premier segment du tronc des Gymnophiones, en raison de l'absence d'une racine et d'un ganglion rachidiens.

Ceux qui recherchent la provenance du sympathique dans le *tube médullaire* se divisent en deux groupes. Les uns font procéder les neuroblastes sympathiques primitivement et uniquement de la partie ventro-latérale du tube médullaire, et par la suite de la racine ventrale (Froriep, Cajal). Les autres les voient émaner primitivement de la partie ventro-latérale du tube axial ainsi que

des ganglions rachidiens, et par la suite des deux racines, dorsale et ventrale (Kuntz, Ganfini).

Un certain nombre d'auteurs s'attachent obstinément au facteur de la *migration*, mais chacun d'eux brode à sa manière. C'est la provenance et par conséquent la voie de migration des neuroblastes sympathiques qui diffère chez chacun d'eux. Quelques-uns affirment que la migration se produit le long des deux racines (Kuntz, Ganfini), pour certains elle n'a lieu que le long des racines ventrales (Cajal, Froriep), et enfin pour d'autres la migration se fait uniquement aux dépens des ganglions rachidiens (His, Abel). Parmi les défenseurs de la théorie de la migration on constate encore des divergences essentielles. Elles concernent la formation des fibres nerveuses par rapport à la migration. Cette dernière ne se ferait, d'après His, qu'après la formation des fibres, tandis que pour Kuntz, Streeter, Kohn la migration précéderait la différenciation des fibres. Mais les divergences ne s'arrêtent pas là. Nous arrivons à l'explication du phénomène de la migration. Elle est active pour His et Kuntz, active et passive pour Froriep et Streeter.

Dans notre étude de 1912 nous avons *résumé* par ordre chronologique, *les travaux de nos devanciers*, au nombre de 23, qui ont traité l'embryologie des *cordons limitrophes* du grand sympathique et du système *sympathique intestinal* depuis 1843 jusqu'à 1910 ; nous n'avons plus à y revenir.

Les recherches sur le développement de la *glande surrénale* et du *ganglion ciliaire* devaient contribuer à élucider les points pour lesquels on se bat. Ces organes ont été l'objet de très nombreuses publications, de valeur inégale. Nous ne les avons pas englobées dans notre

exposé de 1912 pour cette raison que nous n'avons pas pratiqué les recherches nécessaires pour éclaircir les points litigieux. Toutefois, nous constaterons plus loin que les recherches récentes corroborent notre point de vue.

Les recherches de nos prédécesseurs sur le développement du grand sympathique avaient été faites sur *plus de trente espèces* différentes. Il en est résulté que la plupart des auteurs se sont bornés à ajouter leurs propres observations à celles de leurs devanciers et à entamer une *discussion d'ordre général*, dans l'impossibilité qu'ils se trouvaient d'analyser les travaux antérieurs. Voilà pourquoi nos connaissances sur l'origine du sympathique sont bien loin d'être aussi précises qu'on serait tenté de le croire en vertu du grand nombre d'études spéciales, dont quelques-unes, se rapportant à une même espèce, avaient été entreprises par plusieurs embryologistes.

Un autre fait doit être mentionné. C'est que la grande majorité des auteurs ont commencé leurs observations à des *stades trop développés*. D'autre part, il est arrivé fréquemment que les *stades*, les premiers surtout, étaient *insuffisamment caractérisés*, d'où impossibilité de contrôle pour le lecteur et difficulté croissante lorsque des *figures schématiques* venaient s'y ajouter.

Vu que l'étude du développement du sympathique est fort difficile, nous avons pensé que nous obtiendrions le maximum de résultats avec le minimum de chances d'erreur en ne nous adressant qu'à *une seule espèce animale*.

Cette espèce, nous l'avons choisie parmi les Vertébrés inférieurs pour ne pas trop nous écarter des dispositions et des rapports primitifs. Pour un travail de ce genre, il est indispensable d'avoir à sa disposition un très grand

nombre d'exemplaires pendant tous les stades du développement. C'est ce qui nous a amené à prendre la Grenouille. Comme on peut récolter le frai de Rana temporaria deux à trois mois avant celui de Rana esculenta, on peut se servir de la première espèce pour étudier sa technique, et de la seconde pour les recherches, puisqu'elle nous a aussi semblé plus favorable que la première à plusieurs points de vue. Les larves de ces batraciens ont l'avantage de ne pas être trop grandes pour être coupées, vues et revues en séries complètes, et la présence de vitellus ne gêne guère lorsque les coupes sont suffisamment minces.

Nous avons jugé utile de soumettre chacun des travaux de nos devanciers, séparément, à une critique, et nous adopterons la même division dans le présent exposé, afin de ne pas mélanger l'historique, nos propres résultats et la critique en un tout confus.

II

RÉSUMÉ DE NOS RECHERCHES SUR RANA ESCULENTA (1912)

Les résultats de nos investigations, comme on le verra plus loin, ne confirment pas les vues des auteurs précédents sur l'origine du sympathique.

Nos recherches nous ont révélé une origine mésodermale du sympathique.

1° LES CORDONS LIMITROPHES du grand sympathique naissent d'une *différenciation sur place d'éléments mésenchymateux*, situés entre l'aorte et chacun des nerfs spinaux du tronc.

La première ébauche est constituée par une seule cellule ou plus fréquemment par un nombre restreint de cellules qui se distinguent des éléments mésenchymateux non différenciés, par un protoplasme plus abondant et par un noyau plus volumineux, plus arrondi et moins colorable. Ces cellules qui sortent de l'indifférence mésenchymateuse, se trouveront pendant un certain temps encore, en connection étroite avec les cellules du tissu embryonnaire au sein duquel elles sont nées. Leurs prolongements protoplasmatiques resteront reliés entre eux, de sorte qu'il n'y aura d'abord aucune délimitation nette. A ce stade, les ganglions et les nerfs rachidiens sont déjà bien différenciés. Les nerfs spinaux, devenus fibreux, s'étendent bien au delà de l'aorte, et ils ne présentent sur leur parcours entre l'axe cérébro-spinal et

leur extrémité distale, point d'éléments qui puissent faire admettre une migration passive ou active. Les éléments qui se trouvent plus ou moins accolés le long des nerfs spinaux, indiquent par leur forme que leur différenciation est orientée vers le rôle de soutien. Ce sont les jeunes noyaux de Schwann.

Dans un deuxième stade, le nombre de nos cellules sympathiques embryonnaires (nom qui ne préjuge rien) s'est accru. Leur noyau a augmenté de volume, et le protoplasme qui les entoure, également, de façon à former un syncytium irrégulier. Cette fonte des toutes premières ébauches sympathiques en un syncytium est un phénomène que nombre d'auteurs ont observé avant nous. Elle représente une véritable métamorphose des éléments nerveux primitifs. Nous verrons plus loin que Gœtte, dans son récent mémoire, insiste sur cette fonte de cellules qui précède la formation des cellules mères des éléments ganglionnaires.

Nous nous bornons à cet exposé sommaire des premiers stades et nous renvoyons, pour le développement ultérieur, à l'original.

2° Tandis que les ganglions du cordon limitrophe naissent d'éléments mésenchymateux, donc de cellules de nature embryonnaire jeune, les premières ébauches du PLEXUS MYENTÉRIQUE de l'intestin postérieur nous sont apparues comme issues d'éléments de nature apparemment moins embryonnaire, puisqu'elles prennent naissance à une période plus avancée. Nous les avons reconnues tout d'abord parmi les cellules épithéliales qui tapissent le mésenchyme splanchnique. Ces cellules sympathiques embryonnaires sont déjà reconnaissables, alors qu'elles contribuent encore avec les cellules épithé-

liales à entourer la cavité cœlomique. Notre figure 28 montre ce que nous avons vu. Ces cellules, dont le développement histologique est encore à faire, ne tardent pas à quitter la bordure épithéliale. Elles s'enfoncent sous la nappe dans le mésenchyme sous-jacent, mais elles évoluent pendant longtemps encore immédiatement sous la couverture péritonéale. Les ébauches du plexus myentérique restent d'abord séparées entre elles, et ce qui est d'importance capitale, c'est que ces ébauches sympathiques sont, dès leur première apparition et pendant la première période de leur évolution, nettement séparées des nerfs spinaux. Il n'y a pas de rapports ni avec le cordon limitrophe ni avec ses ramifications.

Nous avons poursuivi la morphogénèse de ces ébauches pour ainsi dire jusqu'à l'adulte, et nous avons vu qu'elles étaient le point de départ des plexus sympathiques périphériques de la partie postérieure du corps. D'une part, par leurs rapports avec l'intestin postérieur et les canaux de Wolff et de Muller, ces plexus donnent lieu à la formation, de chaque côté, d'un gros nerf ganglionnaire situé dans la paroi intestinale, entre la couche musculaire circulaire et la couche musculaire longitudinale ou un peu plus en dehors de cette dernière. D'autre part, par leurs rapports avec la vessie, ces plexus forment un gros cordon ganglionnaire de chaque côté de la vessie, situés pour ainsi dire librement dans la cavité générale.

Ces deux paires de nerfs étaient très imparfaitement connus, même au point de vue purement anatomique, de sorte qu'on était mal renseigné et sur leur valeur morphologique et sur leurs rapports avec le système nerveux spinal.

Ayant établi les limites antérieure et postérieure du

cordon limitrophe, nous avons pu par exemple interpréter, sur des séries sagittales de l'âge post-larvaire, les soi-disant ganglions coccygiens de Waldeyer et de Wiedersheim qui ne sont autres que des parties de notre nerf intestinal postérieur. — Nous avons trouvé que le nerf ganglionnaire vésical n'est nullement une ramification d'un nerf spinal, comme on l'admettait ; que le plexus myentérique et le plexus de Meissner ne sont pas à leur origine, des parties du système des cordons limitrophes, mais qu'ils sont au contraire des formations d'origine indépendante. Le système sympathique vésico-intestinal postérieur acquiert ses relations avec le système spinal non pas par la voie des cordons limitrophes et de ses branches communicantes, mais par des rameaux communicants qui lui sont propres.

Ainsi se dégage de notre étude sur l'origine et sur le développement ultérieur des cordons limitrophes du grand sympathique, des nerfs ganglionnaires de l'intestin postérieur et de la vessie, le fait que le système sympathique n'est pas un dérivé ou une dépendance du système cérébro-spinal, tel que le foie est une partie en tant que différenciation du tube digestif primitif, mais qu'il est au contraire un système à part, ayant ses propres sources d'origine (mésenchyme, épithélium cœlomique), sources indépendantes, et contractant secondairement au cours de l'ontogenèse, des relations avec le système cérébro-spinal.

III

BIBLIOGRAPHIE SUR L'ORIGINE DU SYMPATHIQUE DEPUIS 1910 ET CRITIQUE [1]

A. — Les travaux de A. Kuntz.

Cet auteur s'est longuement étendu sur le sympathique. Nous nous voyons obligé de donner de ses travaux une analyse en rapport avec leur longueur. Kuntz a publié non moins de onze longs articles sur le développement du sympathique dans toutes les classes des Vertébrés, et il a étendu ses recherches à non moins de dix espèces différentes. Nous avons jugé utile d'entamer la discussion sur les détails des travaux de Kuntz, parce que cet auteur est, en Amérique, le représentant de la théorie édifiée en Allemagne par His en 1890, et que ses travaux ont trouvé en France un écho dans l'opuscule de Guillaume (1920) qui doit être une mise au point de la question du sympathique.

a. Le travail de Kuntz sur un mammifère.

Nous nous arrêterons d'abord à son travail principal qui se rapporte à *Sus domesticus*. Dans « A contribution to the histogenesis..... » il a décrit la migration d'élé-

1. Nous n'avons pas la prétention d'épuiser toute la bibliographie récente. Toutefois, nous nous sommes efforcé en tant que les circonstances d'après-guerre nous l'ont permis, de n'omettre aucun auteur.

ments nerveux du tube neural et des ganglions rachidiens, le long des nerfs spinaux, des rameaux communicants jusqu'aux ébauches des troncs sympathiques.

Stade O. — Il trouve la première évidence de la migration des cellules médullaires chez des embryons de Porc d'environ $4^{mm},5$ de longueur. A ce stade, la crête neurale n'est pas encore différenciée en ganglions, mais elle apparaît comme une « inconspicuous ridge spreading laterally from the median dorsal line of the neural tube. In a few instances the fibers of the ventral nerve-roots have penetrated the walls of the neural tube and are accompanied by medullary cells which have brooken through the external limiting membrane ».

Stade 1. — Les premières traces des troncs sympathiques apparaissent dans la région thoracique chez des embryons d'environ 6 millimètres. Elles se présentent sous forme de petits amas cellulaires le long de l'aorte. Ces ébauches sont apparemment indépendantes des nerfs spinaux, qui, à ce moment, sont déjà fibreux dans cette région et qui s'étendent distalement jusqu'à un point un peu au delà du niveau dorsal de l'aorte. Des rameaux communicants n'existent pas. Aucune figure n'illustre ce premier stade.

Stade 2. — Les ébauches sympathiques se trouvent dans les régions thoracique et dorsale d'embryons mesurant 7 millimètres. Les amas cellulaires sont devenus plus grands et ils se sont tellement rapprochés entre eux que toute l'ébauche apparaît comme une colonne cellulaire continue, mais de diamètre inégal. Les cellules sympathiques se trouvent rapprochées, et beaucoup d'entre elles présentent de fins prolongements protoplasmatiques ou sont incluses dans des syncytiums. Les nerfs spinaux

fibreux présentent à leur périphérie et entre leurs fibres des « accompanying cells » qui se distinguent facilement des cellules du mésenchyme environnant par leur plus grande dimension et la structure chromatique particulière de leur noyau. A la hauteur de l'aorte, des cellules dévient à angle droit de leur course le long des nerfs rachidiens, seules ou en petits groupes, et émigrent à travers le mésenchyme vers la surface latéro-dorsale de l'aorte. La figure 6, schématique, qui représente une coupe transversale, nous montre en effet le tronc sympathique constitué de cellules, au nombre de 11, reliées au nerf spinal par une file de cellules, au nombre de 7. Ces dernières désignent l'emplacement du futur rameau communicant.

Le 3e stade est illustré par la figure schématique 1. Le tronc de l'embryon de 9 millimètres, qui s'étend jusqu'à la région sacrée, est représenté en coupe transversale par un amas de 13 cellules. Un très gros rameau communicant est figuré, il est fibreux, mais il ne s'étend que jusqu'à demi-distance entre le nerf spinal et le tronc sympathique. Des « accompanying cells » se trouvent tout le long des nerfs spinaux et des rameaux communicants. L'auteur ajoute, en renvoyant à sa figure 1 : « Au bout des rameaux communicants en croissance, il semble que des cellules se détachent et migrent dans les ébauches des troncs sympathiques en avant des fibres croissantes. » La figure 5 représente les cellules en voie de migration du tube neural vers la racine ventrale.

Au 4e stade, 10 millimètres, illustré par la figure 2 (schématique), les rameaux communicants fibreux s'étendent jusqu'aux ébauches des troncs.

Au 5e stade, 12 millimètres, les troncs sympathiques

sont devenus fibreux. A partir de ce moment les cellules accompagnantes sont moins nombreuses dans les nerfs rachidiens et dans les rameaux communicants que dans les stades précédents. Une courbe (fig. 8) représente le nombre, relativement grand, des « accompanying cells » présentes dans les nerfs spinaux aux différents stades de la migration et leur nombre, relativement petit, une fois la migration terminée.

His qui a, le premier, décrit les « cellules germinales », les voyait se transformer après division mitotique en « neuroblastes ».

Schaper, reprenant la question (1897), prétend que toutes les cellules issues des cellules germinales ne donnent pas des neuroblastes, mais des cellules à caractère indifférent[1]. Chez les Vertébrés inférieurs, celles-ci se transformeraient en neuroblastes[2] ou en cellules de soutien. Chez les Vertébrés supérieurs, par contre, ces cellules indifférentes pourraient passer par de nouvelles générations de cellules indifférentes avant de donner des neuroblastes ou des cellules de soutien.

Kuntz reconnaît les cellules indifférentes de Schaper dans la grande majorité de ses cellules migratices ou « accompanying cells », et il a retrouvé aussi les neuroblastes, en petit nombre il est vrai, mais sur tout le parcours entre l'axe cérébro-spinal et les ébauches sympathiques.

Les cellules sympathiques de la *glande surrénale* dérivent, d'après Kuntz, de cellules migratrices provenant des troncs sympathiques.

1. A protoplasme très minime et dont le noyau a une structure chromatine délicate.

2. A protoplasme abondant et dont le noyau présente peu de structure interne, à part un nucléole bien défini.

Les *plexus sympathiques des viscères*, au contraire, dérivent d'éléments ayant migré le long du nerf pneumogastrique.

A la lumière de la génèse du sympathique, telle que la conçoit Kuntz, les *rapports entre le système cérébro-spinal et le système sympathique* seraient fort simples :

Le système nerveux des Vertébrés serait une unité dont le sympathique ne serait qu'une partie acquise, relativement tard, dans l'évolution des Vertébrés, textuellement : « it may be looked upon as an accession to the nervous « system which has arisen comparatively late in the evo- « lution of vertebrates, in response to an increasing « demand for a nervous mechanism of a lower order, « which might assume the direct control of the purely « vegetative functions ».

Critique du travail de Kuntz sur un Mammifère.

1° Relevons que les premières ébauches du sympathique apparaissent à l'auteur sous forme de petits amas cellulaires le long de l'aorte, desquels il dit qu'elles sont « apparemment indépendantes des nerfs rachidiens ». Ceci ne plaide pas en faveur d'une origine cérébro-spinale, mais indiquerait plutôt une origine indépendante. Une figure non schématique eût été d'une grande utilité et eût imprimé au travail de Kuntz un caractère positif. L'auteur est évidemment fasciné par la théorie de l'école de His qui proclamait la migration active d'éléments de la moelle épinière et des ganglions rachidiens.

2° Nous éprouvons une difficulté à admettre que des cellules puissent avoir la faculté précise de dévier des nerfs spinaux à angle droit et à des points précis, puis de

traverser le mésenchyme pour aller se grouper justement dans la région dorso-latérale de l'aorte et plus loin. A l'action des hormones qu'invoque l'auteur pour expliquer ces phénomènes, nous opposons la répartition toute spéciale des éléments sympathiques.

3° Les observations de Kuntz sur le développement des branches communicantes nous paraissent basées sur une technique insuffisante. La distance entre les nerfs spinaux et les troncs sympathiques est tellement minime que nous avons peine à admettre un mode de formation aussi lent pour les rameaux communicants. Nous croyons au contraire que les fibres nerveuses naissent dans un laps de temps beaucoup plus court que ne l'admet l'auteur. Les fibres des rameaux communicants seraient, d'après Kuntz, des fibres spinales incurvées vers la ligne médiane. Nous avons été tenté à admettre avec Fusari que la différenciation des branches communicantes s'opérait des ébauches sympathiques vers les nerfs spinaux et non pas inversement comme le prétendent la plupart des auteurs. Vu l'intérêt qu'il y a de connaître le mode exact de formation des branches communicantes entre les deux systèmes cérébro-spinal et sympathique, nous renvoyons à la page 14 de notre mémoire, tout en insistant sur la nécessité de confirmer notre manière de voir.

4° Le stade le plus jeune qu'a figuré l'auteur se rapporte à son deuxième stade. Ici le tronc sympathique est représenté en coupe transversale par non moins de 11 éléments. Nous sommes donc en présence d'un stade trop avancé pour convaincre le lecteur.

b. Le travail de Kuntz sur un Oiseau.

En ce qui concerne le développement du sympathique chez le *Poulet* (Gallus dom.), Kuntz signale, comme His, la présence de deux paires de troncs sympathiques successifs. Les *troncs primitifs* qu'il reconnaît au début du quatrième jour, apparaissent comme des amas de cellules le long de l'aorte et des artères carotides. A la fin du quatrième jour, son deuxième stade, ces amas de cellules constituent de véritables colonnes de cellules. L'auteur nous montre dans une coupe transversale (fig. 2 A) le tronc sympathique composé de 7 cellules reliées par 4 éléments identiques au nerf spinal, en train de migrer à travers le mésenchyme. — Après avoir atteint le maximum de leur développement, les troncs primitifs décroissent pour disparaître ensuite. L'auteur dit : « they decrease materially in size until at the close of the sixth day they have almost disappeared. Their complete disappearance occurs first in the thoracic region, while the last remnants may be observed in the anterior cervical region ». — Les ébauches des *troncs secondaires* apparaissent au début du sixième jour, donc avant la disparition des troncs primitifs. Elles se présentent aux points d'origine des rameaux communicants comme des amas ganglionnaires qui ne sont, d'abord, pas reliés entre eux. Ils sont par contre reliés aux troncs primaires par une traînée de cellules, voir figure 2 C. Dans la région postérieure du corps, les cellules qui constituent les troncs primitifs émigrent pour aller former les ébauches des plexus prévertébraux et des plexus périphériques, tandis que dans la région antérieure, ces cellules seraient ou englobées dans les troncs secondaires, définitifs, ou s'atrophieraient (sug-

gestion de His). Donc, des cellules qui migrent de l'axe rachidien le long des nerfs spinaux, une partie ira, par une première poussée, constituer les troncs primaires, tandis qu'à la seconde poussée les cellules migratrices s'arrêteront plus tôt pour constituer les troncs secondaires.

Le *nerf de Remak* apparaît, selon Kuntz, vers le milieu du quatrième jour d'incubation comme une colonne cellulaire située dans le mésentère, au-dessus du rectum, voir la figure 5. Ses préparations montreraient d'une façon évidente que les cellules qui le constituent, émanent directement des ébauches du plexus prévertébral. Dans la partie sacrée postérieure « cells may be traced from the anlagen of the hypogastric plexus directly into the ganglion of Remak ».

Les *viscères* recevraient leurs éléments sympathiques par la voie du vague, à l'exclusion de l'intestin postérieur, dont les *plexus myentériques* et *sous-muqueux* seraient constitués d'éléments provenant du ganglion de Remak.

Critique du travail de Kuntz sur un Oiseau.

Une figure représentant son premier stade fait défaut, comme pour le Mammifère. Pour se faire un jugement sur un travail, il faut toujours en lire l'original ; pour les travaux de Kuntz ceci nous paraît encore plus nécessaire que d'ordinaire. Nous renvoyons tout particulièrement aux figures qui toutes sont schématiques.

Nous n'avons pas touché l'embryologie du sympathique des Oiseaux, mais l'apparition de deux paires de troncs successifs, dont le premier disparaîtrait, nous paraît peu probable.

Le mode de formation du sympathique étant le même que chez le Porc, nous renvoyons à notre critique du premier chapitre.

Les plexus myentériques de l'intestin postérieur dérivent, d'après nous, de l'épithélium cœlomique.

Ils ne sont pas des dérivés des troncs sympathiques et des plexus prévertébraux, comme le veut Kuntz.

c. Le travail de Kuntz sur les poissons.

α. Chez l'*Acanthias vulg.* il décrit son premier stade à un moment où les ébauches des nerfs spinaux ne s'étendent pas encore jusqu'au niveau du sympathique (fig. 1). « Les cellules qui, de la crête neurale et du tube neural, migrent périphériquement, ne s'agglomèrent pas pour former les ébauches des troncs sympathiques, mais elles s'éparpillent dans le mésenchyme situé entre les plaques musculaires, la chorda et l'aorte. »

Dans son 2[e] stade, les racines motrices sont devenues fibreuses ; des cellules migratrices sont figurées (fig. 2) dans tout l'espace entre le nerf spinal et l'aorte.

Dans son 3[e] stade, les fibres des racines dorsales et ventrales s'étendent au delà du niveau de l'aorte, et elles sont accompagnées de nombreuses cellules qui, apparemment, migrent périphériquement (fig. 3). Les cellules qui ont migré antérieurement, restent toujours éparpillées dans le mésenchyme.

C'est seulement au 4[e] stade qu'apparaissent les ébauches des troncs sympathiques. Les cellules éparpillées se sont rassemblées à la périphérie médiane des nerfs spinaux (fig. 4). A ce niveau les deux racines sont encore séparées, et l'auteur n'observe pas de connections entre les éléments

sympathiques et les racines motrices, mais, dit-il, une bonne proportion de cellules qui constituent le sympathique ont migré au stade 1 le long des racines motrices.

β. *Opsanus tau.* — Au 1[er] stade, une file continue de cellules peut être observée de l'extrémité distale du ganglion spinal, mal délimité dans sa partie ventrale jusqu'à l'ébauche bien nette du sympathique, tandis que la racine motrice ne contient apparemment pas de cellules accompagnantes (fig. 9). Ceci amène l'auteur à admettre, pour cette espèce, que pratiquement tous les éléments migrateurs qui formeront les premières ébauches sympathiques, viennent des ganglions spinaux. Il dit textuellement : « Cells become separated from their distal ends and advance peripherally along the spinal nerves. » — A un stade très avancé (fig. 10), la migration se fait aussi par la racine motrice. Chez cette espèce, comme chez l'Amia calva, la migration ne se ferait pas à un stade aussi précoce que chez les Sélaciens, où les éléments sympathiques restent longtemps éparpillés dans le mésenchyme avant de donner le premier stade des premiers. Cette différence, Kuntz la considère comme tout à fait de détail. Ce qui est essentiel, c'est l'origine et la destinée des éléments sympathiques, les mêmes pour les différentes espèces. L'auteur pense que cette différence qui surgit dans le développement, est probablement en relation avec les habitudes de reproduction.

γ. Chez l'*Amia Calva*, les premières ébauches sympathiques sont accolées aux nerfs spinaux. « The anlagen of the sympathetic trunks arise as inconspicuous spindle-shaped cellular thickenings on the median sides of the spinal nerves in embryos about 4 mm in length » (fig. 6).

A ce 1er stade, les racines motrice et sensitive, toutes deux fibreuses, sont distinctes, et la plupart des cellules migratrices accompagnent les fibres sensitives. A son 2e stade, les ébauches sont constituées de petites masses cellulaires qui se sont éloignées des racines, dont chacune contient à peu près autant de cellules accompagnantes, mais elles restent reliées aux nerfs spinaux par une bande cellulaire.

Critique du travail de Kuntz sur les Poissons.

Remarquons le mode tout spécial, invraisemblable, d'après lequel se constitue l'ébauche première chez le requin.

1° Elle serait reconnaissable à un stade beaucoup plus jeune par rapport au développement des nerfs spinaux, si nous comparons l'Acanthias aux deux autres types.

2° Les cellules migratrices ne dévieraient pas des nerfs spinaux à angle droit, comme chez les Mammifères, mais elles proviendraient plus directement du tube neural et des ganglions spinaux.

3° Au lieu de former de suite des amas, comme chez les Mammifères, les cellules migratrices se disperseraient d'abord sans ordre dans le mésenchyme, pour se rassembler plus tard à un certain point sur le trajet du nerf spinal.

4° Quant à la migration, elle aurait lieu, chez l'Acanthias, d'abord dans la racine motrice, plus tard elle s'observerait aussi dans la racine sensitive, et elle continuerait dans celle-ci alors qu'elle a cessé dans celle-là.

Chez l'Amia, au contraire, la migration commencerait dans les deux racines, mais dans une plus forte propor-

tion dans la racine dorsale, et elle continuerait ensuite, dans la même proportion, dans les deux racines.

Chez l'Opsanus enfin, la migration se ferait au début, pour ainsi dire, exclusivement aux dépens des ganglions spinaux, et ce n'est que beaucoup plus tard qu'elle se ferait aussi par la racine motrice.

Si nous comparons les premiers stades des trois types de Poissons entre eux et avec ceux des Mammifères, nous demeurons sceptique. Chez l'Amia, la première ébauche est accolée au nerf spinal, tandis qu'elle ne l'est que secondairement chez l'Acanthias, qu'elle ne l'est jamais chez les Mammifères et qu'elle représente le prolongement des ganglions spinaux chez l'Opsanus.

d. Le travail de Kuntz sur les Amphibiens.

Chez l'*Amblystoma* 9 ou 10 millimètres ou chez *Rana* (*spec*...?) d'environ 6 millimètres, l'auteur décrit ainsi son premier stade : « The spinal nerves may be traced peripherally between the notochord and the muscle-plates ; the spinal ganglia are not yet fully differentiated, but cells may be traced peripherally from their distal ends along the paths of the spinal nerves. In some sections, aggregates of 2 or 3 cells may be observed in the paths of the spinal nerves approximately at the level of the aorta. These inconspicuous cell-aggregates constitute the earliest anlagen of the sympathetic trunks. »

Dans son deuxième stade, Amblystoma 11 millimètres, Rana $6^{mm},5$, les nerfs spinaux s'étendent bien au delà de la hauteur de l'aorte. Les éléments migrateurs sont devenus plus nombreux dans les nerfs spinaux, et les ébauches sympathiques sont devenues plus visibles et

apparaissent comme de petits renflements à la face médiane des nerfs spinaux (fig. 1).

Plus tard, les ébauches sympathiques se trouvent déplacées vers l'aorte, séparées des nerfs spinaux par des rameaux communicants fibreux. (« The cell aggregates become completely removed from the spinal nerves, retaining connection with the later only by slender fibrous communicating rami »). Les cellules des nerfs spinaux sont généralement fort allongées, tandis que dans les ébauches sympathiques, elles sont plus ovales ou arrondies. L'auteur insiste sur le déplacement de ces éléments dans les nerfs spinaux jusqu'à l'endroit où apparaît plus tard le sympathique, il leur attribue un rôle plutôt actif que passif.

Le sympathique des viscères se développe de la même façon que chez les Mammifères.

Critique du travail de Kuntz sur les Amphibiens.

La première phase rappelle celle des Sélaciens, avec cette différence que chez les Amphibiens les cellules migratrices sympathiques ne s'éparpillent pas, mais s'agglomèrent. Ici, comme chez les Mammifères et les Oiseaux, aucune figure ne nous montre ce qu'a vu l'auteur. La figure 1, qui ne donne point de détails, représente un stade avancé. Dans les figures 2 et 3, les ébauches sont représentées par les mêmes noyaux qui se trouvent le long des nerfs spinaux, et l'un d'entre eux (fig. 3) est saisi au moment de sa déviation dans le rameau communicant. Les cellules du sympathique figurées ne montrent pas de protoplasme alors que les cellules mésenchymateuses en possèdent !

Nos observations sur la Grenouille nous ont amené à des résultats qui sont absolument opposés à ceux de Kuntz.

e. Le travail de Kuntz sur les tortues

Chez *Thalassochelys caretta*, Kuntz décrit et figure la première ébauche comme suit : les ganglions spinaux ne sont pas complètement différenciés, les premières fibres des racines dorsales apparaissent à la partie distale des ganglions spinaux, tandis que les ébauches des racines ventrales apparaissent dans quelques sections comme de petits faisceaux fibreux sortant du tube neural. De la partie distale des ganglions spinaux partent des traînées cellulaires à travers le mésenchyme jusqu'à la face latérale de l'aorte, où elles se terminent en une masse cellulaire (in loose cell-aggregates).

Dans son deuxième stade, les ganglions spinaux sont bien différenciés, et les fibres des nerfs spinaux s'étendent un peu au delà du niveau de l'aorte. Les ébauches sympathiques sont reliées à leurs nerfs correspondants par des traînées cellulaires qui montrent à leur partie proximale les premières fibres des rameaux communicants. Ces fibres proviennent de la racine ventrale.

Les cellules qui se détachent du système cérébro-spinal migrent alors le long des nerfs spinaux et des rameaux communicants. Dans une coupe du ganglion sympathique que donne la figure 2, celui-ci est constitué d'environ 40 cellules. A ce stade, des cellules se séparent des ganglions spinaux apparemment en grand nombre, de même qu'on rencontre des cellules migratrices dans la partie latéro-ventrale de la moelle jusque dans la racine ventrale.

Critique du travail de Kùntz sur les Tortues.

La masse cellulaire qui représente le premier stade du sympathique dans la figure 1 est beaucoup trop considérable pour représenter l'ébauche première. Relevons que les ganglions spinaux ne sont pas encore bien différenciés, mais qu'ils montrent une différenciation fibreuse seulement dans leur partie distale. La description de la racine ventrale n'est pas très claire. La figure 2 qui illustre la description du deuxième stade ne peut pas plus entraîner la conviction que la figure précédente. Un fait nouveau est signalé, à savoir que les premières fibres des rameaux communicants proviennent de la racine motrice !

f. Les travaux de Kuntz sur le sympathique de la tête

Etablissons tout de suite que Kuntz part, avec la majorité des auteurs, du point de vue que les ganglions ciliaire, sphéno-palatin, otique et sous-maxillaire sont de nature sympathique. Nous exposerons plus loin les raisons qui s'opposent à cette manière de voir.

Voyons d'abord sur quelles données Kuntz base ses conclusions concernant un *Mammifère*.

Au moment de la première ébauche du *ganglion ciliaire*, chez Sus dom., le nerf oculo-moteur commun se termine au milieu d'une masse cellulaire qui constitue le muscle droit postérieur. « A few cells of nervous origin which have advanced peripherally along the paths of this nerve, may be observed aggregated at its growing tip (fig. 4). These cells, doubtless, constitute the anlage of the ciliary ganglion. »

A un stade plus avancé, le ganglion ciliaire se présente

comme une agglomération cellulaire, en contact plus ou moins intime avec le nerf III. Au milieu du mésenchyme, entre cette ébauche et le nerf ophtalmique du V, Kuntz décrit et figure quelques petits groupes de cellules qui sont des éléments nerveux avançant de la branche du V vers l'ébauche du ganglion ciliaire. La présence d'une accumulation d'éléments nerveux à la face ventrale de la branche du V et de groupes de cellules semblables dans le mésenchyme approximativement dans une ligne directe qui va de ce point vers l'ébauche du ganglion ciliaire, et parmi lesquelles l'auteur a trouvé des neuroblastes, justifie, d'après Kuntz, la conclusion qu'il y a migration de cellules du ganglion de Gasser le long des fibres du nerf ophtalmique V et que ces cellules dévient (à peu près à angle droit) de leur course et traversent le mésenchyme pour se joindre à la première ébauche du ganglion ciliaire. Ce n'est que plus tard que le nerf ophtalmique sera relié par un rameau fibreux au ganglion ciliaire, constitué de cellules plus petites que celles du ganglion de Gasser et contenant beaucoup de neuroblastes.

Le *ganglion sphéno-palatin* apparaît à Kuntz d'abord comme une masse irrégulière de cellules situées à la face médiane du nerf maxillaire. Ces cellules auraient été poussées en dehors du ganglion semi-lunaire, elles s'en seraient séparées et auraient avancé le long du nerf en croissance. L'auteur ajoute que les cellules qui accompagnent les fibres du maxillaire pendant les premiers stades, ainsi que les premières cellules qui forment l'ébauche sphéno-palatine, sont identiques en apparence avec les cellules qui restent dans le ganglion de Gasser. Plus tard, cependant, les dernières s'accroissent plus

rapidement que les premières. Il arrive ainsi que les cellules du ganglion sphéno-palatin sont plus petites que celles du ganglion de Gasser. Mais bientôt les cellules du ganglion sphéno-palatin croîtront elles aussi plus rapidement, et beaucoup d'entre elles se différencieront en neuroblastes.

A un stade déjà avancé, le ganglion sphéno-palatin est relié au ganglion géniculé par le nerf grand pétreux superficiel. Il ne serait pas exclu, dit Kuntz, que des cellules migrent du ganglion géniculé le long du grand pétreux pour s'ajouter aux éléments du sphéno-palatin.

Le *ganglion otique* est représenté d'abord par de petits groupes cellulaires séparés par un petit intervalle de la périphérie du ganglion semi-lunaire et étroitement associés aux fibres du nerf mandibulaire. L'auteur admet que les cellules du ganglion otique dérivent uniquement des cellules du ganglion de Gasser et du noyau de la racine motrice du mandibulaire. Les relations du petit nerf pétreux superficiel avec le nerf facial et le nerf glosso-pharyngien seraient telles qu'il est peu probable que des cellules migrent le long du petit pétreux pour contribuer à former le ganglion otique.

Le *ganglion sous-maxillaire* aurait la même genèse que le ganglion otique, avec cette différence que ses éléments auraient migré plus loin.

L'auteur conclut de ses observations que les ganglions ciliaire, sphéno-palatin, otique et sous-maxillaire se développent de la même façon, et qu'ils ont les mêmes relations avec le système cérébro-spinal que les ganglions sympathiques du tronc, donc qu'ils sont eux aussi de nature sympathique. Cela concorderait avec les recherches histologiques de Müller et Dahl (1910), qui, chez plu-

sieurs types de mammifères ont trouvé dans tous ces ganglions exclusivement des cellules multipolaires ne différant point des cellules sympathiques des autres parties du système sympathique.

La partie céphalique du sympathique des Poissons.

Chez l'Opsanus tau, Kuntz trouve à peu près les mêmes relations topographiques des ganglions sympathiques céphaliques avec les nerfs craniens que Herrick chez Menidia. Toutefois, il constate une relation moins intime du tronc sympathique avec le nerf IX. La portion céphalique surgit en même temps que la partie du tronc. Chez l'Opsanus 5 à 6 millimètres, il peut suivre le sympathique en avant jusqu'au complexe ganglionnaire du V.

Le 6e *ganglion sympathique céphalique* est relié dès son origine au 1er nerf spinal (fig. 2) et à la portion postérieure du ganglion géniculé X (fig. 3). Par la suite, la traînée cellulaire qui relie le 1er nerf spinal au 6e ganglion sympathique devient toujours plus mince et disparaît finalement, de sorte que le 6e ganglion reste en relation avec le ganglion jugulaire. De l'extrémité antérieure de ce 6e ganglion céphalique le mince cordon sympathique se continue en avant et présente un renflement ganglionnaire au niveau du 2e lobe du ganglion X, c'est le 5e *ganglion sympathique de la tête.* Il n'est pas relié au Xe ou au IXe nerf. Mais, dit l'auteur, aussitôt que le tronc sympathique peut être suivi en avant du 6e ganglion, ses fibres sont accompagnées de cellules d'origine nerveuse. Il serait donc probable que le petit nombre de cellules qui forment le 5e ganglion proviennent du 6e ganglion céphalique.

Le tronc céphalique longe ensuite la racine du IXe et se renfle, formant le 4e *ganglion* au niveau du ganglion du IXe nerf cranial, sans entrer en rapport avec le IXe nerf. Il ne devient pas plus apparent que le 5e ganglion et dérive lui aussi de cellules du 6e ganglion. D'après Herrik, au contraire, et chez Menidia, le tronc céphalique entrerait en contact avec le nerf IX et il fusionnerait avec le nerf jusqu'au ganglion IX.

Puis le tronc se continuant, forme le 3e *ganglion cranial* au niveau de l'origine de la division hyo-mandibulaire du VIIe nerf. Ce ganglion se présente d'abord comme une masse cellulaire située sur le bord méso-ventral du ganglion géniculé et dériverait plus ou moins de ce dernier. Plus tard, cette ébauche cellulaire se séparerait du ganglion géniculé. Continuant, le tronc se renfle à nouveau et forme le 2e *ganglion céphalique* au niveau de la portion postérieure du ganglion de Gasser duquel il dérive et duquel il se détache complètement par la suite. — Pendant leur développement, les 2e et 3e ganglions ne seraient pas entièrement distincts l'un de l'autre de sorte que les cellules du 2e pourraient dériver des nerfs V et VII. — Le tronc se continuant, se renfle au niveau de la portion antérieure du ganglion de Gasser et forme le 1er *ganglion céphalique*. Celui-ci dériverait du ganglion de Gasser et il fusionnerait avec lui. L'auteur n'arrive à distinguer la partie sympathique de cette grosse masse ganglionnaire que lorsqu'une différence dans les dimensions des cellules ganglionnaires s'est établie ; les cellules sympathiques conserveront leurs dimensions premières (fig. 8). Le ganglion ciliaire des Poissons se présente d'abord comme un renflement cellulaire accolé latéralement au nerf oculo-moteur. La figure 9 représente un

stade très avancé. Au cours du développement, un rameau composé de fibres émergeant du 1[er] ganglion sympathique et du bord antérieur du ganglion de Gasser, entrerait en communication avec le ganglion ciliaire, ce seraient les racines ciliaires longues (voir le schéma). C'est par elles que le ganglion ciliaire recevrait secondairement encore des éléments nerveux de la part du 1[er] ganglion sympathique et du ganglion de Gasser.

La partie céphalique du sympathique des Amphibiens.

Kuntz confirme une partie de nos observations concernant le développement de la partie céphalique. Il ajoute : « Mes observations sur des larves de Rana et d'Amblystome n'ajoutent rien, concernant l'extension des nerfs craniens sympathiques et concernant la disposition de leurs fibres, aux résultats de Camus. Comme cet auteur, je suis d'avis qu'il n'existe pas de ganglions sympathiques distincts, associés avec le tronc sympathique dans la partie antérieure au 1[er] ganglion supérieur (1[er] spinal)[1]. » Dans la tête, l'auteur n'a pu observer d'agglomérations cellulaires qui auraient pu être interprétées comme étant des ganglions sympathiques périphériques. Quoique Strong (1895) ait rencontré des cellules sympathiques associées à certains nerfs céphaliques d'Amphibiens, Kuntz n'a pu en trouver avec certitude dans ses préparations. Le ganglion ciliaire, lorsqu'il existe, aurait les mêmes relations génétiques avec les nerfs III et V que chez les Poissons. Chez l'Amblystome, un ganglion ciliaire permanent n'existerait probablement

1. Donc, Kuntz confirme nos observations, mais il n'y ajoute aucune contribution personnelle.

pas. Chez Rana, il trouve un élargissement ganglionnaire sur le trajet du nerf III, qui représenterait probablement l'ébauche d'un ganglion ciliaire permanent.

La partie céphalique du sympathique des Tortues.

L'ébauche du *ganglion sphéno-palatin* se présente comme une agglomération allongée de cellules le long du nerf grand pétreux et reliée au maxillaire par une ou quelques petites branches (fig. 15). Le ganglion sphéno-palatin dérive de cellules provenant : 1° du ganglion géniculé qui ont migré le long du grand pétreux ; 2° probablement du 1er ganglion cervical, par la voie du grand pétreux, et 3° du ganglion de Gasser par le n. mandibulaire. Les tortues n'ont point de ganglion otique. Kuntz a parfois rencontré de petits amas cellulaires d'origine nerveuse associés au mandibulaire, mais il n'en a pu suivre la destinée.

La partie céphalique du sympathique des Oiseaux.

Le *ganglion ciliaire* a la même genèse que chez les Tortues, les Amphibiens et les Mammifères.

Le *ganglion otique* n'a, dans les jeunes stades, aucune communication cellulaire ou fibreuse avec le ganglion de Gasser ou le mandibulaire. Les cellules qui le forment, dérivent du 1er ganglion sympathique cervical (par la voie du plexus sympathique carotidien) et du ganglion géniculé.

Le *ganglion sphéno-palatin* serait homologue au ganglion du même nom chez les Tortues. Il dérive principalement de cellules du ganglion géniculé par la voie du grand pétreux et probablement aussi de cellules du ganglion de Gasser.

Le *ganglion sous-maxillaire* reçoit ses éléments du nerf mandibulaire. — En terminant, Kuntz constate que la distribution et le degré de développement des ganglions sympathiques céphaliques varient beaucoup dans la série des Vertébrés, et il ajoute : « The degree of development of the several cranial sympathetic ganglia is obviously correlated with the demands of the functions of the structures innervated by the sympathetic nerves associated with them. »

Résumé et critique concernant les travaux de Kuntz sur le sympathique de la tête des Vertébrés.

Si nous exceptons le ganglion ciliaire, pour y revenir plus tard (mémoire de Pedaschenko), la partie céphalique du sympathique serait représentée chez les *Poissons* par 6 ganglions morphologiques, sujets à des variations : le 1er correspondrait au trijumeau, le 2e au trijumeau et au facial, le 3e au facial, les 4e, 5e et 6e au pneumogastrique et à l'hypoglosse. Cette description de Kuntz concorderait dans les grandes lignes avec celle de Chevrel sur Labrax lupus : un cordon sympathique intracranien s'avançant jusqu'au trijumeau et comprenant généralement 5 ganglions, dont chacun reçoit ses racines du nerf cranien correspondant.

Le *ganglion ciliaire* dériverait chez tous les Vertébrés primitivement et en majeure partie d'éléments qui, du mésencéphale se sont avancés le long du nerf III, et secondairement d'éléments du ganglion semi-lunaire qui se sont avancés le long de la branche ophtalmique du nerf V. Seulement, chez les Poissons, il y aurait une troisième source qui fournirait des éléments aux

ganglions ciliaires ; c'est le premier ganglion sympathique cranien.

A part que nous n'épousons pas la manière de voir de Kuntz quant au développement de la partie cranienne, il nous suffira de signaler les divergences suivantes :

La partie céphalique des *Poissons* surgit, d'après Kuntz, en même temps que la partie du tronc, tandis que chez les Amphibiens, la partie intracranienne surgit à un stade très avancé, alors que la partie du tronc a depuis longtemps achevé sa morphogenèse, comme nous l'avons établi en 1912 et comme Kuntz, lui-même, l'a confirmé en 1914.

Comparons encore la partie céphalique des Poissons à celle des *Amphibiens*. Les Poissons ont une double chaîne ganglionnaire intracranienne qui correspondrait aux cordons limitrophes du tronc. Ces ganglions intracraniens auraient les mêmes rapports avec leurs nerfs et ganglions craniens correspondants que les ganglions sympathiques du tronc avec les neuromères du tronc. Les Amphibiens n'ont, dans leur tête, qu'un cordon fibreux à la place de la chaîne ganglionnaire des Poissons, et ce cordon n'a, avec les nerfs craniens, que des rapports secondaires.

Nous ferons remarquer qu'une aussi grande différence dans la répartition des éléments sympathiques dans la tête dans deux classes de Vertébrés aussi voisines, nous étonne un peu. Nos propres préparations concernant la partie céphalique du sympathique ayant été très fragmentaires, nous avons dû nous résigner à ne décrire que ce que nous ont révélé quelques rares séries, assez bonnes, mais insuffisantes pour donner une description complète du développement de cette partie qui était encore entièrement inconnu.

Il eût été d'un grand intérêt d'être renseigné en détail sur la terminaison de la partie proximale ou orale du filet nerveux qui émane du 1er ganglion du tronc. Kuntz qui a contrôlé nos stades, s'est contenté de nous confirmer, sans compléter nos observations sur Rana, et ses observations sur l'Amblystoma n'ajoutent rien à ces premiers résultats. Kuntz confirme notre observation d'après laquelle le prolongement fibreux sympathique intracranien est complètement dépourvu d'agglomérations cellulaires qui pourraient être interprétées comme des ganglions sympathiques associés à des nerfs craniens, mais il en excepte l'oculo-moteur.

Nous nous étonnons de ce que Kuntz n'entre pas dans les détails de notre texte et de nos figures au cours de la discussion qu'il nous consacre et qu'il se contente de dire que « le fait que des coupes de larves ne montrent pas une relation directe des cellules, qui constituent les ébauches du tronc sympathique, avec les nerfs spinaux, ce fait ne fournit pas une preuve concluante qu'une telle relation n'existe pas ». Kuntz, qui dans ses publications sur le développement du nerf de Remak, des plexus myentériques et sous-muqueux, a décrit et figuré la migration d'éléments de l'axe cérébro-spinal et des ganglions spinaux, ne semble pas s'être aperçu que nous avons vu naître le plexus myentérique d'une toute autre façon que les auteurs précédents, et que la localisation des premières différenciations des nerfs intestinaux dans l'épithélium cœlomique exclut la migration, d'autant plus que nos ébauches, en s'enfonçant dans le mésenchyme sous-jacent, se déplacent dans le sens opposé à celui qui serait dicté par la théorie sur la migration.

Chez les *Tortues* on verrait apparaître seulement et

uniquement les ganglions sphéno-palatins, et enfin chez les *Oiseaux* et les *Mammifères* nous aurions toujours des ganglions sphéno-palatins, otiques et sous-maxillaires. Nous croyons qu'il est superflu d'exposer les raisons qui nous empêchent de suivre l'auteur dans ses considérations d'anatomie comparée.

Les éléments migrateurs qui constituent le *ganglion sphéno-palatin* proviendraient chez les Sauropsidés principalement du ganglion géniculé. Parmi eux, chez les Tortues, le ganglion de Gasser et peut-être aussi le ganglion sympathique cervical supérieur, contribueraient à sa formation; tandis que chez les Oiseaux le ganglion de Gasser ne jouerait qu'un rôle tout à fait secondaire et presque hypothétique. Le ganglion sphéno-palatin des Mammifères, lui, tirerait son origine principalement du ganglion de Gasser et peut-être aussi du ganglion géniculé. — Voyons maintenant l'origine du *ganglion otique*, d'après Kuntz : il dériverait, chez les Oiseaux, du ganglion géniculé et du ganglion sympathique cervical supérieur; chez les Mammifères, très probablement, exclusivement du ganglion semi-lunaire.

L'embryologie comparée de Kuntz ne peut pas entraîner la conviction. Si les choses en étaient ainsi, l'homologie des ganglions en question serait douteuse. — L'étude des mémoires de Kuntz nous montre que l'auteur se laisse toujours guider par la même idée directrice : que les éléments, qui constitueront le système sympathique, migrent à l'état larvaire du système ganglionnaire cérébro-spinal vers leurs points de localisation future. Les nombreuses figures qui illustrent la pensée de l'auteur sont insuffisantes pour appuyer une théorie sur l'origine du système nerveux sympathique, quelque séduisante qu'elle soit.

B. — L'exposé de Streeter dans le livre de Keibel et Mall sur l'embryologie de l'Homme (1911).

« Le système sympathique prend naissance avec les ganglions spinaux de la partie de l'ectoderme qui forme les bords latéraux de la plaque neurale, et il prend part, avec les ganglions rachidiens, à la formation de la crête neurale. Lorsque l'ébauche ganglionnaire latérale se détache, et lorsque ses parties segmentaires pénètrent dans l'interstice entre les myotomes et le tube neural, certaines cellules ganglionnaires se détachent du bord ventral de l'ébauche ganglionnaire et migrent librement vers le voisinage de l'aorte. » Ce sont ces cellules qui forment les ganglions du système sympathique. Par conséquent, ce système a la même origine que le système nerveux cérébro-spinal. Les deux systèmes forment, au début, une partie intégrale de l'ectoderme, et l'apparition d'un système sympathique bien délimité est à attribuer seulement à son détachement et à sa migration (Vorwanderung). — L'auteur décrit chez l'Homme trois stades, et pour chacun d'eux il donne une figure schématique qui illustre bien sa pensée.

Au premier stade (embryons humains de 2 à 3 millimètres) — période indifférente — les futures cellules sympathiques se trouvent encore réunies aux futures cellules ganglionnaires spinales et aux cellules de soutien en une espèce de syncytium situé entre le tube neural et le bord dorsal du myomère, formant la crête neurale. Ces cellules, encore toutes des cellules ectodermales indifférentes, se distinguent des cellules mésenchymateuses qui les entourent, par leur protoplasme plus abon-

dant et non ramifié, par leurs noyaux plus arrondis et leurs nucléoles plus colorables.

Durant la deuxième période, dite de migration, les cellules sympathiques et les cellules de soutien, difficiles à reconnaître comme telles malgré la différence des noyaux, développent des prolongements protoplasmiques et forment un syncytium qui s'étend ventralement dans le mésenchyme. En renvoyant à son schéma B, l'auteur dit qu'on voit des cellules se détacher de la partie ventrale de la masse ganglionnaire spinale et s'étendre ventralement des fibres de la racine motrice. On peut voir les racines ventrales sortir du tube neural et suivre les cellules ganglionnaires pendant leur migration. Pendant la croissance des fibres motrices, et pendant la formation du tronc nerveux définitif, les cellules sympathiques ont continué leur migration en déviant vers l'aorte et elles ont formé un cordon cellulaire : la branche communicante primitive (7 millimètres, région thoracique).

A son troisième stade, la migration est terminée (9 millimètres). Les cellules sympathiques se sont multipliées très rapidement et ont formé une masse ganglionnaire, qui, par sa fusion avec les formations correspondantes des autres segments, a constitué un cordon longitudinal continu. Les cellules sympathiques acquièrent un protoplasme plus dense et plus délimité, leurs prolongements deviennent fibrillaires, croissent et prennent part à la formation des différents cordons fibreux. Entre temps, la branche communicante cellulaire a été remplacée par des fibres centrifugales (blanches) qui, du tronc spinal, ont suivi le même chemin que les cellules migratrices avaient pris auparavant. Plus tard, des fibres centripétales (grises) croissent du

ganglion sympathique. La branche communicante serait donc composée primitivement d'une chaîne de cellules ganglionnaires jeunes (pendant la migration), et secondairement de fibres. — Se rapportant aux dispositions chez l'Homme adulte, l'auteur admet l'existence, dans les ganglions spinaux, de cellules sympathiques qui n'émigrent jamais. — Streeter explique la migration par la multiplication des cellules qui se fait dans la direction de la moindre résistance et par la faculté inhérente aux cellules de migrer.

L'auteur consacre quelques pages au *développement du système sympathique de la tête*. Ce qui concerne le *ganglion ciliaire* est particulièrement intéressant. Si, dans l'embryon humain, dit Streeter, il existe des cellules ganglionnaires qui appartiennent à l'oculo-moteur, comparables à celles de Carpenter chez le Poulet et de Froriep chez Torpedo, elles ne quittent probablement pas le tube neural et ne migrent donc pas, de sorte que le ganglion ciliaire serait exclusivement constitué de cellules provenant du ganglion de Gasser. L'auteur admet que les cellules ganglionnaires se détachent du ganglion de Gasser et migrent avant le développement des troncs nerveux, et qu'elles ne prolifèrent qu'après avoir atteint leur place définitive. — Les *ganglions sphéno-palatin et sous-maxillaire* dérivent probablement du ganglion de Gasser. Comme ils sont reliés au ganglion géniculé, il est possible que le ganglion sphéno-palatin reçoive aussi des cellules migratrices par la voie du grand pétreux superficiel, et que le ganglion sous-maxillaire en reçoive par la corde du tympan. — Le *ganglion otique* dériverait de cellules provenant du ganglion de Gasser et du glossopharyngien par la voie du rameau tympanique. — Le

facial, le *glosso-pharyngien* et le *pneumogastrique*, qui forment un groupe à part, auraient cette particularité en commun de retenir dans leurs ganglions ou dans le cerveau ce qu'ils possèdent en cellules sympathiques. Voilà pourquoi il n'y a ici ni rameaux communicants, ni ganglions sympathiques, à l'exception peut-être des ganglions cardiaques.

Critique de l'exposé de Streeter.

La lecture du chapitre sur le sympathique de Streeter et l'examen des figures peu réelles qu'il donne puisque schématiques, ont amené chez nous la conviction que ses conclusions sur l'origine du sympathique dans la crête neurale ne sont pas justifiées. Brachet et Marcus avaient déjà émis l'opinion que le sympathique naît de la crête ganglionnaire. Voici ce qu'a dit Brachet : « Il est très probable que les cellules de la crête ganglionnaire restent spécifiquement différenciées au milieu du mésoblaste et de ses dérivés, et qu'elles tracent la voie aux nerfs futurs. Si elles ne forment pas les fibrilles nerveuses, elles les guident dans leur développement, leur servent probablement de tuteurs et leur constituent leur gaine enveloppante. Peut-être interviennent-elles aussi dans la formation du grand sympathique. »

Essayer de débrouiller l'histoire du sympathique sur des embryons humains, comme l'a fait Streeter, nous paraît être une tâche aussi longue que difficile, puisqu'il faut avoir des embryons en très grand nombre et à des stades très rapprochés.

Nous avons déjà combattu la théorie de la migration à propos des travaux de Kuntz. Signalons seulement les

divergences entre Streeter et Kuntz en ce qui concerne la partie céphalique du sympathique. Pour Streeter l'oculomoteur commun ne contribuerait point du tout à la formation du *ganglion ciliaire*. Tandis que Kuntz n'admet une relation génétique du *ganglion otique* qu'avec le trijumeau, Streeter fait intervenir aussi le glosso-pharyngien. Quant aux éléments sympathiques retenus dans les noyaux et les ganglions du facial, du glosso-pharyngien et du vague, l'auteur émet une hypothèse très fragile qui ne repose sur aucune observation. L'interprétation de Streeter de la racine ciliaire longue et des nerfs sphéno-palatins comme représentant les rameaux communicants ne nous étonne point, puisqu'elle est conforme à son schéma qui se rapporte au tronc. Mais, si les 4 ganglions céphaliques en question se forment de la même façon que les ganglions sympathiques du tronc, ne devrait-on pas s'attendre à les trouver reliés entre eux, formant un cordon limitrophe, au lieu de les trouver reliés séparément au plexus carotide ?

C. — Le travail de W. Abel sur le développement du sympathique chez le Poulet (1912).

Les résultats de l'auteur confirment, dans les grandes lignes, ceux de His et de Kuntz. Pour cette raison nous croyons pouvoir nous abstenir d'en donner un résumé ; nous renvoyons donc à l'original en attirant l'attention spécialement sur les 35 figures dans le texte, qui donneront une idée, meilleure que toute description, sur ce qu'a obtenu l'auteur à l'aide de la méthode d'imprégnation de R. y Cajal.

D. — Les travaux de Ganfini sur le développement du sympathique (1912, 1914, 1916, 1918).

L'auteur a publié environ 200 pages et de nombreuses planches concernant les Poissons, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères.

Les neurocytes qui formeront le sympathique, proviennent en partie du tube neural, en partie du ganglion spinal. Ceux de la première source migrent le long de la racine motrice qu'ils quittent sans ordre pour se rendre près de l'aorte ; ceux qui ont migré le long du nerf sensitif, forment une agglomération sur son trajet aussitôt qu'ils le quittent. Une partie des cellules provenant des deux sources différentes, indiquées ci-dessus, iront se loger près de l'aorte ; ce seront les sympathogonies. L'autre partie donnera probablement naissance aux cellules chromaffines.

Vu que Ganfini est partisan de la même doctrine que Kuntz, et qu'il arrive aux mêmes conclusions que cet auteur, dont les travaux ont été l'objet, de notre part, d'une analyse serrée et d'une critique concernant chaque chapitre, nous nous bornons à renvoyer aux travaux originaux pour les comparer à ceux des autres auteurs.

E. — La définition du sympathique de Laignel-Lavastine (1913).

L'auteur définit le système vago-sympathique : « le système nerveux régulateur des fonctions de nutrition ».

La définition physiologique lui paraît préférable à la définition étroite d'anatomie microscopique ou à la définition d'histologie, qui voit dans le relais constant des neurones des conducteurs nerveux la caractéristique du

sympathique, ou à celle qui est basée sur un critérium pharmacologique.

Les définitions anatomiques et physiologiques ne sont pas exactement comparables, elles ne se superposent pas.

L'auteur admet, avec Blainville et Grasset, que le pneumogastrique n'est qu'un département bulbaire du système vago-sympathique. Des grosses fibres à myéline de Kœlliker des racines postérieures, allant directement des viscères à la moelle sans relais, Laignel-Lavastine dit qu'elles ne répondent pas au critérium histologique de Langley, mais physiologiquement et cliniquement elles font partie du système régulateur des fonctions de nutrition, car elles en constituent la voie centripète la plus importante, voie de la sensibilité viscérale, dont les perturbations se confondent avec celles de la cénesthésie.

Donc, le système nerveux régulateur de la nutrition comprend, d'après l'auteur :

1° Le nerf sympathique, son département bulbaire ;

2° Le nerf pneumogastrique ;

3° Les grosses fibres à myéline de Kœlliker des racines postérieures.

C'est ainsi que l'auteur trace l'étendue de la pathologie de ce système.

Nous verrons plus loin, qu'à l'état actuel de nos connaissances sur le sympathique, une définition satisfaisante de ce système ne peut encore être donnée.

F. — Le travail de Gœtte sur le développement des nerfs craniens (1914).

Dans ce mémoire, dont il faut étudier l'original in extenso, l'auteur porte un coup décisif à la théorie des

neuroblastes. Gœtte démontre que la masse totale des cellules formatives d'un nerf ou d'une ébauche ganglionnaire se fond en un syncytium. Au sein de ce syncytium, se forment ensuite les fibres nerveuses, les cellules-mères des cellules ganglionnaires et le tissu de soutien (gaines et noyaux de Schwann). La différenciation des fibres nerveuses dans les nerfs latéraux précède celle des cellules ganglionnaires. Les fibres de la plupart des nerfs céphaliques ne sont point, à leur premier stade, des prolongements des cellules ganglionnaires, leurs connexions avec ces dernières se fait dans un deuxième temps. Il ne s'agirait donc pas d'excroissances de cellules ganglionnaires qui, s'accroissent, s'allongent jusqu'à ce qu'elles atteignent leurs organes terminaux. Pour les nerfs spinaux, le nerf optique par exemple, Gœtte ne se refuse pas à admettre que les cellules ganglionnaires sont le point de départ de la différenciation fibreuse. L'auteur se voit autorisé à conclure que les fibres nerveuses se forment sur place, indépendamment de neuroblastes quelconques, comme un produit de différenciation intra-cellulaire.

Le travail de Gœtte nous fournit des éléments d'appréciation importants sur la question des neuroblastes ou neurocytes spécifiques et par conséquent sur la théorie de la migration.

G. — Le travail de Pedaschenko sur le développement des nerfs oculo-moteurs (1914).

L'auteur a fait ses recherches sur des Squales et principalement sur des Sauriens.

Si nous nous arrêtons à ce travail, c'est parce que le développement des ganglions sympathiques est intime-

ment lié à la question du développement des nerfs en général. Rappelons en passant que les nerfs oculo-moteurs sont des acquisitions tardives au point de vue phylogénétique, qu'ils ne sont nullement assimilables aux nerfs céphaliques qui sont de valeur morphologique hétérogène (Gœtte).

D'après Pedaschenko, la première *ébauche de l'oculo-moteur commun* est constituée par quelques cellules mésenchymateuses isolées, qui se distinguent peu des cellules mésenchymateuses environnantes, les corps plasmatiques sont cependant plus nets et mieux colorables que ceux des cellules mésenchymateuses ordinaires (voir sa fig. 1). Bientôt ces cellules ainsi que leurs noyaux s'agrandissent et s'allongent. Les corps cellulaires se perdent par leurs prolongements dans le réticulum mésenchymateux, de sorte qu'ils n'ont point de rapports directs ni avec le cerveau ni avec d'autres organes ou nerfs périphériques. L'ébauche s'étend vers le cerveau par l'allongement et l'augmentation en volume des prolongements des cellules de l'ébauche primitive, et par l'adjonction d'une partie du réticulum mésenchymateux environnant, pour enfin entrer en rapports avec le cerveau. Par le même processus elle s'étend vers la périphérie.

Dans un troisième stade, les cellules mésenchymateuses en question forment un syncytium à caractère de cellules en chaîne (« mit deūtlich aūsgeprāgtem Zellenketten-karakter », voir sa fig. 2). — Dans un quatrième stade, l'ébauche du nerf serait un cordon protoplasmique contenant des noyaux et résultant de la fonte syncytiale. Cette différenciation débute dans la région de la première apparition de l'ébauche du nerf, donc dans sa partie la plus ancienne, et elle s'étend des deux côtés. — Au cinquième stade, le tronc nerveux devient fibreux, tous les

noyaux se disposent à sa surface, et, plus tard, une partie de ces noyaux migrent vers l'intérieur et il se produit des faisceaux fibreux. La différenciation fibrillaire débute à l'endroit de l'ébauche première, et elle s'étend dans les deux directions. Pour l'auteur, les faisceaux fibrillaires sont le produit d'une différenciation intracellulaire de plusieurs cellules, différenciation sur place qui d'habitude se continue dans une direction générale et a son point de départ soit dans l'ébauche du nerf, soit dans le cerveau.

L'auteur consacre un chapitre à la *multiplicité* des voies conductrices primaires sans individualité morphologique, multiplicité qu'il tend à considérer comme un principe général dans le développement de nouveaux nerfs.

Des recherches de Pedaschenko sur l'histogénèse des nerfs oculo-moteurs, il ressort que les cellules qui leur donnent naissance et qu'on désigne couramment sous le nom de neuroblastes ou neurocytes, sont des cellules mésenchymateuses différenciées sur place. Le feuillet moyen embryonnaire a donc aussi la propriété de produire des nerfs, tout comme l'ectoderme.

Voyons les résultats de Pedaschenko sur le *ganglion ciliaire*, en regard de ceux de Kuntz, Streeter...

Le ganglion ciliaire de Ptychozoon est composé primitivement de deux ébauches différentes. La première dérive d'un petit groupe de cellules rondes, serrées, faisant tout à fait l'impression d'un ganglion et situé à une petite distance du tronc du nerf III, séparé de lui par une file de cellules allongées qui partaient du ganglion. Une connexion nette entre ce ganglion et le nerf III, n'a pu être constatée. La deuxième ébauche du ganglion ciliaire dérive d'une agglomération cellulaire sur le tronc du nerf III. — A un stade plus avancé, les deux ébauches

se sont soudées. On ne voit plus qu'une grande masse ganglionnaire arrondie, en rapport avec le nerf III, mais seulement dans sa partie inférieure, tandis que sa partie supérieure est le point de départ du nerf ciliaire.

Un étranglement entre les deux parties de la masse ganglionnaire en question chez l'Hemidactylus tend à confirmer la double origine admise par l'auteur.

La première ébauche qui fournit le ganglion du nerf ciliaire ou ganglion ciliaire sens. str., est donc née, dit l'auteur, de la façon des ganglions sympathiques : d'une différenciation mésenchymateuse.

La deuxième ébauche que l'auteur nomme ganglion oculo-moteur ou ganglion ciliaire oculo-moteur, n'épouse pas le même mode de formation que les ganglions spinaux. Elle n'est donc pas l'homologue des ganglions spinaux. — Quelques auteurs ont attribué deux composants au ganglion ciliaire, l'un spinal, l'autre sympathique, mais Pedaschenko conclut qu'avec les données actuelles l'homologie de ces parties différentes ne peut encore être établie.

H. — L'étude de Jona sur le développement du système interrénal et chromaffine chez Rana (1914).

L'auteur fait dériver le tissu chromaffine d'une différenciation d'une partie du matériel qui constitue l'ébauche des ganglions du sympathique. Ce processus se déroulerait presque en même temps que le processus de différenciation des cellules ganglionnaires sympathiques, dérivant, elles aussi, des sympathogonies. Il semble à l'auteur qu'une partie des cellules qui commencent à manifester la chromo-réaction se déplacent et que, émigrant de leur lieu primitif, elles viennent prendre place dans les cap-

sules surrénales et dans d'autres régions, plus ou moins éloignées de la chaîne ganglionnaire et du tronc sympathique, dans lesquelles, ensuite, chez l'adulte, se trouvent localisées les cellules chromaffines.

Pour ce qui concerne l'origine des ébauches communes des cellules chromaffines et des cellules ganglionnaires sympathiques, l'auteur ne peut exprimer aucun jugement (*Arch. ital. de Biologie*).

Remarquons que Jona confirme les vues de Poll, mais qu'elle montre déjà une certaine prudence en ce qui concerne l'origine des sympathogonies. L'auteur ne se prononce ni pour la provenance ectodermique ni pour la provenance mésodermique.

I. — **Les recherches de Goormaghtigh sur l'organogénèse et l'histogénèse de la capsule surrénale et du plexus cœliaque chez les Oiseaux et les Mammifères (1914).**

Une publication préliminaire bouleverse la conception courante concernant l'*origine de la substance chromaffine*. Cet auteur la voit se différencier aux dépens du mésenchyme. Il dit textuellement : « Les cellules de ces tractus horizontaux ont l'aspect d'éléments mésenchymateux, mais elles s'en différencient par une colorabilité plus grande de leur protoplasme et une irrégularité plus accentuée de leurs contours. »

Sans avoir étudié l'origine de la substance chromaffine, nous croyons pouvoir nous rallier à l'opinion de Goormaghtigh. Mais nous ne pouvons suivre cet auteur sur un autre point aussi important. Il dit : « L'ébauche des cellules ganglionnaires du sympathique du Poulet prend naissance aux dépens des ganglions limitrophes secon-

daires de His, représentés par des amas cellulaires nerveux qui dérivent probablement, d'après Cajal, de la partie latéro-ventrale du canal médullaire. Les cellules qui les constituent sont toutes différentes de celles propres aux ébauches mésenchymateuses, elles sont allongées, fusiformes, à noyau arrondi, pâle, contenant deux nucléoles nucléiniens. » Pour Goormaghtigh, l'ébauche des cellules ganglionnaires sympathiques est donc ectoblastique, tandis que pour nous elle est mésoblastique.

Ces deux ébauches d'origine différente, toujours d'après Goormaghtigh, fusionnent et engendrent les cordons limitrophes primitifs des auteurs, organes complexes qui donneront naissance : 1° au système sympathique ; 2° à la substance médullaire de la capsule surrénale et 3° au plexus cœliaque.

Il nous semble que Goormaghtigh considère le système chromaffine comme une partie intégrante du cordon limitrophe du sympathique seulement au point de vue topographique, car il insiste sur la valeur hétérogène des deux ébauches : l'une étant mésodermale, conjonctive ; l'autre étant ectoblastique, nerveuse. Il ajoute — et ceci est important — que l'ébauche nerveuse se différencie plus tardivement que l'ébauche chromaffine.

J. — Le travail de Bruni sur le développement du système nerveux sympathique chez les Amniotes (1917).

Les observations de l'auteur qui portent sur 19 embryons de *Gongylus ocellatus*, sur 28 embryons de *Gallus domesticus* et sur 16 embryons de *Mus decumanus*, confirment les données de Fusari (1892), selon lesquelles l'apparition du cordon limitrophe primitif se manifeste

comme une modification de cellules mésenchymateuses. D'après Bruni, l'*ébauche mésenchymateuse du sympathique précéderait la véritable ébauche ectodermale du sympathique.* Les deux ébauches seraient à leur origine parfaitement indépendantes. — Voici, en résumé, ce que dit l'auteur :

Les ébauches mésenchymateuses se présentent d'abord comme de petites agglomérations cellulaires dans le sein du mésenchyme, lesquelles ne se distinguent pas des cellules mésenchymateuses, à part qu'elles sont plus colorables et plus rapprochées. Ces ébauches ont une disposition segmentaire. Elles se réunissent bien vite en une colonne continue qui s'étend rapidement dans le sens cranial et caudal, et qui est formée d'un trabécule de protoplasme dense, parsemé de noyaux plus colorables que ceux des cellules mésenchymateuses. La figure 1 *a* en donne l'aspect. Outre le fait qu'il existe des degrés de passage par lesquels on arrive des éléments mésenchymateux aux trabécules qui forment un réseau à mailles allongées dans le sens de la longueur de l'embryon, l'auteur signale deux autres faits : l'un est, que dans le sein de l'ébauche mésenchymateuse se produisent des granulations ou plutôt des gouttes d'une substance qui se teint électivement par l'hématoxyline. Quelques-unes de ces gouttes atteignent la grandeur des noyaux et sont entourées d'un halo clair (fig. 2). L'auteur ne sait s'il s'agit d'un produit de sécrétion ou de dégénérescence.

L'autre fait est, qu'en même temps ou peu après la formation des gouttes en question, on voit, dans la branche ventrale de chaque nerf spinal, s'accumuler des cellules du nerf (neurocytes) en correspondance avec le point où le nerf est le moins éloigné de l'ébauche.

mésenchymateuse (fig. 16). Les noyaux des neurocytes sont beaucoup plus grands que ceux des cellules mésenchymateuses, donc facilement reconnaissables. Dans la figure 3, on voit un stade un peu moins avancé de la prolifération du nerf spinal vers l'ébauche mésenchymateuse, ayant seulement un léger gonflement du nerf dû à une accumulation de neurocytes. Il ne peut subsister de doutes, dit Bruni, que nous nous trouvons, ici, en face de la première ébauche ectodermique du sympathique, telle qu'elle fut vue par la plupart des auteurs.

Que les neurocytes dérivent du tube neural lui semble suffisamment prouvé par le fait que le ganglion spinal ainsi que la racine ventrale se présentent tout d'abord comme un prolongement du tube neural, et par le fait que, même à un stade avancé, on voit dans le nerf spinal des files de noyaux qui continuent les files des ganglions intervertébraux et aussi d'autres noyaux situés avec une partie de leur corps dans la moelle, avec l'autre partie dans la racine ventrale, à travers la membrane limitante externe.

Pour Bruni, l'ébauche mésenchymateuse exerce une attraction sur le nerf spinal qui est déterminante pour la formation de l'ébauche ectodermique. Les fibres et cellules du nerf spinal sont destinées, elles seules, à fournir les véritables éléments sympathiques. L'auteur est tenté de voir dans les gouttes qui se produisent au sein de l'ébauche mésenchymateuse, la substance spécifique qui attire. L'ébauche mésenchymateuse prépare la place aux éléments sympathiques ectodermiques, en déterminant une raréfaction du mésenchyme ambiant, et elle leur sert de guide pour un certain temps, après quoi, en partie elle disparaît, en partie elle augmente en conser-

vant les rapports qui existaient déjà avec les fibres et cellules nerveuses et en acquérant de nouveaux rapports avec l'endothélium des capillaires, et surtout en se transformant en formations féochromes qui constituent les paraganglions et surtout la substance médullaire de la capsule surrénale.

La séparation des deux ébauches dure très peu de temps. Bien vite, l'ébauche mésenchymateuse est envahie par les rameaux communicants qui constituent l'ébauche ectodermique, et les deux ébauches se fondent ou plutôt, en partie du moins, se substituent.

L'auteur donne ensuite une description des stades qui se rapportent aux trois espèces étudiées.

Voyons les premières phases du développement du sympathique chez le *Gongylus :*

Dans les deux premières séries, on voit l'ébauche mésenchymateuse du cordon limitrophe, telle qu'elle a été décrite ci-dessus. Dans la 4e série (2e stade), l'auteur a trouvé dans quelques sections de la région thoracique une chaîne de cellules qui relie le nerf spinal à l'ébauche mésenchymateuse qui devient plus lâche par le fait que ses trabécules se sont éloignés entre eux et se sont amincis en déterminant une raréfaction du mésenchyme ambiant. — Dans les cinq séries qui suivent, l'auteur ne voit plus de traces de rameaux communicants, ni purement cellulaires, ni fibreux, ni fibro-cellulaires. Du côté de l'ébauche mésenchymateuse, il note une raréfaction du mésenchyme encore plus grande, l'apparition de gonflements segmentaires, et la présence de quelques cellules (très peu) du type de celles des ganglions spinaux, et avant tout l'extension des trabécules latéralement et devant l'aorte, dans la région des plexus cœliaque et

aortico-abdominal. — Dans la 10e série, un rameau viscéral part régulièrement de chaque nerf spinal du point le plus voisin du gonflement segmentaire de l'ébauche mésenchymateuse, rameau qui, dans la région thoracique, entre complètement dans l'ébauche mésenchymateuse, tandis que dans la région abdominale, il n'y entre qu'avec une partie, et qu'avec l'autre il s'étend aux plexus cœliaque et aortico-abdominal où il se met en rapport avec les trabécules polynucléés qui lui arrivent de l'ébauche mésenchymateuse du cordon limitrophe.

A partir de ce stade, on peut démontrer la continuation directe des nerfs spinaux aux cordons limitrophes par la présence de cordons fibrillaires contenant des noyaux allongés.

Dans les dernières séries, où les neurocytes du cordon limitrophe ont commencé à se conglomérer en ganglions segmentaires, on relève le fait suivant : tandis que dans les stades précédents les neurocytes qui traversaient la membrane limitante de la moelle étaient très rares, maintenant, au contraire, on trouve dans le voile marginal vers l'origine apparente de la racine ventrale, une accumulation de noyaux qui s'étend vers la racine même. Si l'on ajoute à cela qu'à cette époque on trouve le long des rameaux communicants plusieurs cellules nerveuses assez différenciées, et qu'on a également quelques signes de la formation d'un cordon limitrophe secondaire rudimentaire, il sera permis de penser qu'à cette époque il se produit une active migration d'éléments du tube neural vers le sympathique.

Chez *Gallus domesticus*, l'ébauche mésenchymateuse du sympathique apparaît de 65 à 72 heures d'incubation. — A 72 heures d'incubation, l'auteur a obtenu une réus-

site parfaite de la méthode d'imprégnation argentique, mais il n'a pu voir dans l'ébauche mésenchymateuse ni cellules ni fibres nerveuses. — A 78 heures et demie, on voit des prolongements de cette ébauche sur les côtés de l'aorte. — A 81 heures apparaissent les gouttes caractéristiques et le gonflement du nerf spinal, qui, à 92 heures, est formé par une accumulation cellulaire, laquelle, en devenant plus mince, remonte pour une certaine longueur, le long du côté médian du nerf spinal et avec sa partie principale s'étend médialement et pénètre dans l'ébauche mésenchymateuse au niveau des gonflements segmentaires. Pour le développement ultérieur de Gallus et pour le développement chez Mus, nous renvoyons au texte original qui contient en outre des chapitres intéressants qui n'échapperont pas au lecteur.

Voyons encore les passages du dernier chapitre qui nous intéressent :

La formation du cordon limitrophe primitif, constitué, selon l'opinion générale, de cellules et de fibres provenant des nerfs spinaux, est précédée par la formation, à la même place, d'une ébauche mésenchymateuse, laquelle a manifestement deux fonctions :

1° D'exercer sur le point le plus voisin du nerf spinal une attraction par laquelle les fibres et cellules du nerf viennent à la rejoindre ;

2° De préparer la route à ces fibres et cellules, de les guider et probablement aussi de les nourrir.

Lorsque la formation du cordon limitrophe ectodermique est un fait accompli, l'ébauche mésenchymateuse se détruit en partie, en partie elle se transforme en formation féochrome. La majeure partie du sympathique périphérique dérive du cordon limitrophe ectodermique

par les processus de prolifération, mais il ne manque pas d'exemples de nerfs sympathiques périphériques qui doivent leur formation et leur disposition à des modifications préalables du mésenchyme. Ceci a lieu également pour le nerf intestinal de Remak. Il ne peut échapper à personne que des phénomènes semblables d'attraction et de préparation des voies qui guident la substance nerveuse, ont un pendant évident dans le mécanisme pathologique de la régénération des nerfs. Dans le développement normal du sympathique, les deux phénomènes du neurotropisme — appliqué non seulement aux fibres, mais aussi aux neurocytes — et de l'odogenèse sont en jeu ; et on comprend que cela doit être ainsi, si l'on considère que la formation du système nerveux sympathique arrive à une époque, où le développement est considérablement avancé, et que les cellules et les fibres destinées à former le cordon limitrophe primitif doivent se rejoindre en un lieu où existait d'abord un mésenchyme, particulièrement dense chez les Amniotes, et qu'elles doivent se substituer à ce mésenchyme. Le phénomène de substitution est précédé d'importantes modifications de la part du mésenchyme, comme cela a lieu pour le phénomène de l'ossification.

Critique du travail de Bruni sur les Amniotes.

Bruni voit apparaître les premières traces du sympathique au milieu du mésenchyme, et sans connexion avec les nerfs et ganglions spinaux — et à cet égard nous sommes d'accord.

Nous soulignons le passage suivant de l'auteur :

« Guidés par des idées préconçues, plusieurs des

auteurs qui ont étudié des stades suffisamment précoces, se sont efforcés de trouver à tout prix un fait quelconque qui puisse justifier l'hypothèse d'après laquelle l'ébauche sympathique proviendrait des nerfs ou des ganglions spinaux. Dans le travail de Held, cet effort est même avoué. Ont été beaucoup plus objectifs les auteurs qui ont admis, sans autre, l'origine mésodermique du sympathique. Leurs observations pêchent seulement du fait qu'elles sont incomplètes. »

Mais nous ne partageons pas les vues de l'auteur concernant : 1° la substitution de l'ébauche mésodermale par des éléments ectodermiques ; 2° le rôle du chimiotactisme et de l'odogénèse dans le développement du sympathique ; 3° la destruction partielle de l'ébauche mésenchymateuse.

Bruni est donc « de l'avis de Goormaghtigh pour établir que les formations féochromes dérivent des ébauches mésenchymateuses du sympathique. Il ajoute, que ces ébauches ont avant tout une grande importance pour la genèse du sympathique, ce qui paraît avoir échappé complètement à Goormaghtigh ». — En examinant les figures de Bruni, nous nous rendons compte qu'il y aurait un réel intérêt à reproduire, *in toto* et avec tous les détails histologiques, les premières ébauches du sympathique et leurs rapports cytologiques avec les nerfs spinaux, ainsi que les coupes successives concernant les stades dans lesquels le mésenchyme ne présente encore aucune trace de la différenciation sympathique, stades dans lesquels les nerfs spinaux pénètrent dans le mésenchyme. Ce n'est que par une étude histogénétique très soignée concernant la phase de la première apparition du sympathique et les stades qui la précèdent et qui lui

succèdent, étude basée sur une bonne technique, avec les colorants protoplasmatiques et nucléens appropriés, et non seulement basée sur la méthode d'imprégnation argentique, que la question si difficile et si controversée de l'origine du système nerveux sympathique sera résolue à la satisfaction de *tous* les embryologistes.

K. — Le travail de Auguste Roud (1902) sur le développement de la capsule surrénale de la Souris.

Dans notre publication de 1912, nous n'avons pas parlé de ce travail, parce que nous n'avons pas traité l'immense bibliographie concernant les capsules surrénales, et parce qu'aucun des auteurs qui avaient étudié le développement du sympathique avant nous, n'avait mentionné le travail de Roud (Lausanne), qui, cependant, contient des observations précieuses sur l'origine du sympathique proprement dit. C'est pour rendre justice à l'auteur que nous tenons à réparer notre omission involontaire.

Voici les passages qui ont trait à l'origine du sympathique : « Chez l'embryon de Souris de 4 millimètres de longueur, l'épithélium du cœlome, dans la région du corps de Wolff, donne naissance à trois ébauches :

« 1° A l'ébauche de la glande génitale ;

« 2° A l'ébauche de la capsule surrénale ;

« 3° A une ébauche plus diffuse, se présentant sous la forme d'une masse de cellules mésodermiques, située dans la racine du mésentère, c'est l'ébauche prévasculaire, terme qui ne préjuge en rien de son évolution ultérieure et qui indique seulement sa situation. L'ébauche prévasculaire fournit le plexus sympathique et les capsules accessoires du sympathique. L'ébauche surrénale

et l'ébauche du plexus solaire dérivent toutes deux de l'épithélium du cœlome. » Et plus loin : « Les cellules nerveuses du sympathique dériveraient donc en définitive de l'épithélium du cœlome. C'est au sujet de cette origine mésodermale des cellules ganglionnaires que nous voulons, pour le moment, faire quelque réserve. — L'origine du sympathique est d'une étude difficile et nous n'avons pas encore recueilli les matériaux suffisants pour nous faire une opinion définitive sur ce point. — L'origine ectodermique est loin d'être définitivement établie, soit pour la chaîne, soit surtout pour le plexus solaire. Pour nous, ce dernier dérive du mésoderme. » Puis l'auteur ajoute ceci : « Supposons que l'avenir modifie notre manière de voir et vienne à nous prouver que toutes les cellules nerveuses du sympathique dérivent de l'ectoderme, alors il se produirait un mélange de cellules mésodermiques et de cellules ectodermiques. Les premières évolueraient en cellules surrénales, les secondes en cellules nerveuses. »

Pour terminer, Roud exprime nettement son point de vue comme suit : « Nous ne croyons nullement à l'origine ectodermique du sympathique, nous sommes convaincus qu'il dérive bien du mésoderme, de l'ébauche prévasculaire que nous avons décrite. Cette dernière ne fournit pas seulement des éléments surrénaux, mais aussi les éléments nerveux du plexus sympathique. »

L. — L'exposé de Bonnet dans son manuel d'embryologie.

Dans sa 3ᵉ édition 1918, Bonnet (Bonn) fait dériver le sympathique du système cérébro-spinal par détachement des ganglions rachidiens. Le cordon limitrophe s'étend,

d'après lui, du ganglion ciliaire jusqu'à l'extrémité caudale. Les ganglions sympathiques des viscères sont des dérivés du cordon limitrophe. On aurait trouvé dans ces derniers temps des fibres sympathiques à gaines de myéline minces. Les cellules chromaffines ou phaeochromes dérivent du même terrain-mère que les cellules sympathiques. Bonnet se déclare partisan de la théorie des neurones qui serait fondée sur la preuve expérimentale que la fibre nerveuse est une excroissance d'une cellule nerveuse.

Critique de l'exposé de Bonnet.

En 1909. Marcus (Munich) a prouvé que les ganglions rachidiens ne produisent pas les ganglions sympathiques, puisque le 1[er] segment du tronc des Gymnophiones possède un ganglion sympathique, quoique le 1[er] nerf spinal n'ait pas de racine dorsale ni de ganglion rachidien. Nous avons déjà développé ailleurs les faits qui s'opposent à assigner au cordon limitrophe le ganglion ciliaire comme limite orale. Les ganglions sympathiques des viscères ne sont pas, à notre avis, des dérivés du cordon limitrophe. Quant à la théorie des neurones, Gœtte la combat à la suite de ses recherches récentes.

M. — **Le livre de Guillaume sur le sympathique (1920).**

Le but que s'est proposé l'auteur est une mise au point en envisageant la question du sympathique successivement au point de vue anatomique, embryologique, physiologique, pharmacologique et pathologique.

Nous ne nous arrêterons ici qu'à la partie embryologique, sur laquelle, somme toute, se fondent nos con-

naissances. Guillaume, disons-le tout de suite, ne semble pas avoir parcouru la bibliographie des dernières années, car nous ne trouvons, dans son livre, aucune trace des recherches récentes sur la question de l'origine du sympathique et du tissu phaeochrome. L'auteur envisage le système nerveux sympathique d'une façon extrêmement large en croyant ne pas devoir le séparer des glandes endocrines.

Voici ce que dit Guillaume :

« On voit migrer, depuis l'ébauche médullaire, tant depuis le ganglion de la racine postérieure que depuis la moitié ventrale du tube médullaire, des cellules qui sont évidemment des cellules germinatives en transformation et au stade de cellules indifférentes. Ces cellules migrent à la fois le long des deux racines, elles atteignent ainsi la portion réunie du nerf spinal, et là, changeant de route, inclinant leur nouvelle direction de 90° sur la précédente, elles quittent le nerf spinal pour se porter en avant de lui et s'assembler en une masse qui deviendra le ganglion sympathique. Certaines cellules n'arrêtent d'ailleurs pas là leur course lorsqu'elles sont arrivées au niveau de l'ébauche du ganglion sympathique, elles vont plus loin, soit pour constituer d'autres ganglions plus près des viscères, soit même pour s'accoler au viscère luimême. — Les cellules qui migrent le long des nerfs sont des cellules en évolution. Le fait est d'importance capitale non pas seulement parce que, de ces cellules indifférentes peuvent dériver, soit des éléments nerveux vrais, soit des éléments de soutien propres aux tissus nerveux, mais surtout, parce que l'évolution de la cellule indifférente qui s'oriente vers la cellule sympathique, peut conduire à la formation des cellules glandulaires endocrines. »

« Au cours de son évolution, la cellule migrante devient une sympathogonie, mais arrivée à ce stade, elle ne borne pas là son évolution, elle va plus loin, et bifurquant selon les nécessités, elle s'oriente, soit du côté nerveux pur, devenant alors un sympathoblaste, soit du côté glandulaire, devenant un phaeochromoblaste. Tout naturellement, le premier de ces éléments formera la cellule nerveuse sympathique, le second la cellule adrénalinique chromaffine des paraganglions. Donc, cette dernière était, comme la cellule sympathique, fille d'une même mère, la sympathogonie. — Il est intéressant de souligner également le fait que la transformation en phaeochromoblastes, d'un certain nombre de sympathogonies limite d'autant leur transformation en cellules sympathiques, et inversement. »

Critique. — La conception de Guillaume n'est basée sur aucune recherche originale, c'est celle de His, Kuntz et de Poll.

Pour ne pas nous répéter, nous renvoyons à notre critique des travaux de Kuntz, pour ce qui concerne le sympathique proprement dit, et aux résultats de Goormaghtigh, pour ce qui a trait au tissu phaeochrome.

Nous croyons devoir formuler quelques réserves sur la valeur de « la subdivision du grand système neuro-glandulaire en trois systèmes, qui, au cours de leur évolution ultérieure, poursuivront leur différenciation anatomique, physiologique, pharmaceutique et pathologique (1° système cranial ou parasympathique cranien ; 2° système thoracique ou sympathique vrai ; 3° système pelvien-sacré ou para-sympathique pelvien). »

IV

RÉSULTATS GÉNÉRAUX DES RECHERCHES RÉCENTES SUR LE SYMPATHIQUE

Les recherches récentes, notamment celles de Gœtte sur le développement des nerfs craniens, battent en brèche la théorie des feuillets, c'est-à-dire enlèvent aux feuillets embryonnaires la valeur préformante qu'on leur attribuait. Gœtte a montré que, ce que nous désignons sous le nom de système ganglionnaire central primitif — qui dérive directement de l'ectoderme — n'est pas le substratum unique sur lequel croissent les formations nerveuses ultérieures. Celles-ci peuvent naître non seulement de l'organe nerveux central, mais aussi, selon l'éminent embryologiste, de la peau, de l'ectomésoderme. Nous avons ajouté l'endomésoderme comme source du système sympathique : la chaîne du cordon limitrophe émanant, comme nous l'avons démontré, du mésenchyme ; l'ébauche du plexus myentérique émanant d'un épithélium mésodermal.

Le système nerveux sympathique, dans le sens le plus large du mot, dérive, avons-nous dit, d'ébauches isolées les unes des autres.

Nous insistons moins sur l'origine mésodermale que sur l'origine indépendante du sympathique. L'indépendance primitive des ébauches sympathiques est, en effet, un fait de grande importance, car elle ne permet plus

d'envisager le sympathique comme une dépendance pure et simple du système nerveux cérébro-spinal.

Cette conception était celle des grands anatomistes et embryologistes de la vieille école, tels que Bichat, Brachet, Remak et Gœtte.

Dans son remarquable traité sur le système nerveux, Poincaré opposait en 1876 les deux conceptions différentes de son temps, en se plaçant lui-même du côté des Bichat, Brachet, Winslow, Johnston, Proschaska, qui faisaient du sympathique un système à part, ayant sa vie propre, qu'il manifeste sur un théâtre qui lui est particulier. Il se croyait suffisamment armé pour établir la nature centrale et l'autonomie du sympathique qui ne va pas puiser toute son activité dans le centre cérébrospinal. Le fait que des amyélencéphales ont vécu pendant tout leur séjour dans la matrice, que dans ces monstres le sympathique se trouvait renforcé, lui paraissait comme une preuve à l'appui de sa manière de voir. D'autre part, Poincaré insistait sur le fait que le volume total des branches communicantes est insignifiant à côté de la masse des branches que fournit le sympathique.

Nous devons donc considérer les deux systèmes cérébro-spinal et sympathique comme des formations originairement indépendantes l'une de l'autre.

Ces deux systèmes contractent, de bonne heure, des relations intimes.

Nous avons essayé de saisir au cours de l'ontogénèse de Rana, le processus par lequel la connexion des deux systèmes se fait, et nous avons cru pouvoir conclure de nos observations que le sympathique va au-devant du système cérébro-spinal, en poussant des fibres qui se mélangent aux fibres de ce dernier système. — Comme

on le voit, nous sommes bien mal renseignés sur ce point qu'il importe de préciser. La connaissance du développement des rapports entre les deux systèmes, dont l'un est appelé le système nerveux animal, volontaire, dont l'autre est appelé le système nerveux végétatif, involontaire, nous rapprochera d'un grand bond de la solution de grosses questions, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue pathologique.

La *définition* du sympathique, telle qu'elle est énoncée par Laignel-Lavastine ou par Guillaume, ne peut pas nous satisfaire. L'indépendance primitive ne peut suffire pour caractériser le sympathique, puisqu'il est démontré que les nerfs oculo-moteurs, les nerfs latéraux et autres ont également une origine indépendante du système cérébro-spinal. Les organes innervés exclusivement, comme on l'admet généralement, par les éléments de l'un ou de l'autre des deux systèmes, comme par exemple les muscles lisses et les muscles striés, n'établiront pas la barrière désirée, puisque les nerfs oculo-moteurs commandent des muscles striés, et que les nerfs propres du cœur agissent sur une musculature mixte. Restent les caractères histologiques. Les caractères du corps de la cellule sympathique (dimensions, polarité, etc.) sont-ils vraiment bien établis? Nous en doutons. Quant aux « fibres sans myéline », il semble qu'il ne s'agisse pas là d'un caractère fondamental.

Quels sont les rapports entre la cellule nerveuse sympathique et la cellule chromaffine ?

On sait que Poll faisait dériver ces deux sortes de cellules des mêmes sympathogonies, c'est-à-dire d'éléments déjà en état de différenciation.

Chez les Invertébrés, spécialement chez les Hirudinées,

ce même auteur a démontré l'existence, dans les ganglions de la chaîne ventrale, de véritables cellules nerveuses présentant la chromo-réaction ! Et ces cellules chromaffines ont une disposition métamérique.

Les précieuses données anatomiques de Julin (1887) nous révèlent une disposition importante à signaler.

Chez l'*Ammocœtes*, le système ganglionnaire du grand sympathique ne se trouve que dans la partie abdominale du corps. Il fait défaut dans la tête et dans la queue. Ses divers ganglions sont indépendants les uns des autres ; il n'existe donc pas de cordon latéral. Les ganglions sont réunis par des rameaux communicants alternativement à un nerf dorsal et à un nerf ventral.

Dans ses remarquables mémoires, Chevrel donne la description suivante du sympathique des Poissons (1887, 1894) : chez les *Elasmobranches*, il est confiné à la partie abdominale, mais il y a déjà une tendance marquée à l'extension vers la tête.

L'*Esturgeon*, selon Chevrel, établit le passage entre le système plus primitif des Sélaciens et celui, plus parfait, des Poissons osseux. Chez ce Ganoïde, le cordon limitrophe ne paraît pas s'étendre au delà du pneumogastrique qui lui fournit ses premières racines. Leur point de réunion avec le cordon n'est marqué par aucun renflement apparent ; la partie céphalique est représentée par un plexus pharyngien dont les rameaux se portent vers l'aorte et vers les branches du pneumogastrique.

Chez les *Poissons osseux*, on assiste tout à coup au développement intégral et parfait des deux extrémités terminales du cordon, céphalique et caudal. Il s'étend en avant jusqu'au trijumeau et présente un ganglion sous chacun des nerfs suivants : trijumeau, facial, glosso-pha-

ryngien, vague et hypoglosse. Il reçoit, de chacun d'eux un certain nombre de racines, et leur envoie, de son côté, un petit nombre de filets.

Chevrel recherche les enseignements que comporte la disposition du sympathique chez les Vertébrés inférieurs.

Il pose la question de l'origine du système sympathique : la disposition métamérique lui semble être une preuve en faveur de l'origine ectodermale. Un fait important au point de vue phylogénique, est l'indépendance mutuelle des centres de la chaîne sympathique, signalée par Julin chez l'Ammocœtes, d'où la conclusion que cet animal présente un sympathique à type ancestral. Un autre fait qui mérite de fixer notre attention, dit Chevrel, et nous insistons sur ce fait, « c'est la localisation du « système sympathique dans la partie abdominale du « corps de la Lamproie. La multiplicité de ses fonctions « et l'importance des organes qu'il innerve expliquent « la prépondérance de sa partie abdominale, mais ne suf- « fisent pas à expliquer son absence dans la tête où les « vaisseaux capillaires, surtout ceux des branchies, récla- « ment un régulateur aussi bien que ceux des autres par- « ties du corps. Il est donc probable que certains filets « du trijumeau et surtout du pneumogastrique sont plus « spécialement chargés de cette fonction ».

Dans son essai sur la phylogénie du sympathique des Poissons, Chevrel considère le sympathique comme une simple dépendance du système cérébro-spinal, une sorte de branche intestinale de chaque nerf spinal. Sa structure et sa quasi-autonomie, chez les Vertébrés supérieurs, ne seraient donc pas primitives ; elles seraient acquises, selon l'auteur, et résulteraient d'un perfectionnement en rapport avec les progrès généraux de l'organisation.

Ajoutons maintenant aux résultats de Julin et de Chevrel sur les Vertébrés inférieurs les résultats suivants, obtenus par nous sur un *Batracien*.

Jusqu'à un stade très avancé, la larve de Rana possède une chaîne ganglionnaire sympathique seulement dans la partie abdominale du corps (stade de la Lamproie), et ce n'est que très tardivement qu'elle s'étend dans la tête en y poussant un prolongement fibreux et sans cellules ganglionnaires. Le sympathique céphalique de Rana est, par conséquent, une formation secondaire qui n'a pas la même valeur que la partie du tronc. A ce point de vue, les Anoures présenteraient un sympathique plus primitif que les Téléostéens.

Que signifie l'absence dans la tête de l'Ammocœtes, des Sélaciens et de Rana, de ganglions sympathiques homologues aux ganglions du cordon limitrophe du tronc ? Si les ganglions sympathiques étaient des productions segmentaires, issues du système cérébro-spinal, comme on l'a admis, ne devrait-on pas les voir surgir aussi dans la tête et en même temps, ou peu après, que dans le tronc ?

Rappelons ici les faits qui peuvent nous guider pour la solution de cette question importante.

En ce qui concerne les premières ébauches des *cordons limitrophes*, nous avons, en effet, observé, chez Rana, une *métamérie rigoureuse* dans leur apparition.

Sur ce point nous sommes d'accord avec tous les auteurs, excepté avec Kohn (1907) qui prétend que chez Lepus les premières ébauches ne sont pas segmentaires. Quant aux plexus ganglionnaires de l'intestin postérieur de Rana, ils ne montrent pas d'ébauches segmentaires identiques à celles des nerfs spinaux. Les portions de ces plexus ganglionnaires qui correspondraient à plusieurs segments, ne sont reliés au système nerveux spinal que

par un seul nerf spinal de chaque côté. De plus, elles ne sont pas des dépendances des cordons limitrophes, puisqu'elles ont une origine indépendante de ceux-ci et qu'ultérieurement elles sont reliées au système spinal, et non pas aux cordons limitrophes.

Les considérations basées sur les recherches des anatomistes mentionnés et celles qui émanent de nos propres recherches sur Rana, tendent à nous faire croire à une hypothèse qui n'a pas encore été émise jusqu'ici : que primitivement le cordon limitrophe n'offrait pas cette disposition métamérique, telle qu'elle nous apparaît dès les premiers stades de l'ontogenèse de Rana, mais que sa métamérie s'est établie seulement lorsque les rapports du cordon limitrophe avec les nerfs spinaux étaient déjà bien fixés. Mais, sommes-nous bien autorisé à émettre une hypothèse aussi hardie ? Ne touchons-nous pas là, au problème de la métamérisation du corps des Vertébrés, et au problème de la tête par opposition au tronc et à la queue ? Avant de nous engager sur le terrain de la spéculation, attendons les résultats que pourront nous fournir les Vertébrés inférieurs, l'Amphioxus, les Tuniciers et les Invertébrés.

Il ne s'agit, bien entendu, que d'une hypothèse de travail qui nous séduit, puisque nous inclinons à rendre au sympathique une autonomie plus grande que celle qu'on lui attribue depuis quarante ans.

Pour terminer, nous arrivons à la conclusion qu'une révision de toute la question du sympathique et qu'un travail de synthèse s'imposent, avant d'interpréter avec fruit les résultats de l'expérimentation et les trouvailles pathologiques.

V

RÉSUMÉ

A. Nous pouvons résumer comme suit les résultats des recherches récentes sur l'origine du système nerveux sympathique :

1° La plupart des auteurs qui se sont occupés du développement du sympathique depuis 1912, n'ont pas adopté notre manière de voir. Ils défendent encore l'origine cérébro-spinale, donc ectodermique du sympathique (Kuntz, Ganfini, Abel, Streeter, Guillaume).

2° Conformément à la doctrine de Poll, il existerait, d'après Jona, une seule ébauche qui fournit les cellules ganglionnaires sympathiques ainsi que les cellules chromaffines. Mais l'auteur n'exprime aucun jugement quant à l'origine de l'ébauche commune de ces deux formations.

3° Goormaghtigh et Bruni se rapprochent de notre conception.

Goormaghtigh n'admet plus l'origine commune du système chromaffine et du système nerveux sympathique proprement dit (doctrine de Poll). Pour le premier système, il indique une origine mésenchymateuse, pour le second, il croit à l'origine ectodermale ; ce n'est que plus tard que les deux ébauches distinctes fusionnent.

4° Bruni admet, comme nous, une origine mésodermale pour les premières ébauches sympathiques, et il

confirme Goormaghtigh en attribuant au tissu féochrome une origine mésenchymateuse.

Mais il contredit Goormaghtigh, en faisant dériver le tissu chromaffine de la même ébauche mésenchymateuse que le sympathique proprement dit, auquel s'ajouterait, selon lui, encore une deuxième ébauche ectodermale.

4° Gœtte et Pedaschenko se rallient à notre opinion de l'origine mésodermale du sympathique et ils croient à son indépendance primitive.

B. En ajoutant aux résultats de nos propres recherches les conclusions admises par nous des résultats obtenus par Julin, Chevrel, Fusari, Roud, Gœtte, Pedaschenko, Goormaghtigh et Bruni, nous arrivons aux conclusions suivantes :

1° Les ébauches des cordons limitrophes du sympathique tirent leur origine du mésenchyme, et elles sont au début indépendantes du système cérébro-spinal.

2° Les ébauches des formations chromaffines naissent également du mésenchyme.

3° Les ébauches des plexus myentériques d'Auerbach de l'intestin postérieur naissent d'une différenciation de l'épithélium du cœlome.

4° L'histogenèse de la cellule ganglionnaire sympathique n'est connue que d'une façon imparfaite.

La conception des neuroblastes spécifiques qui migrent, des fibres nerveuses représentées comme des excroissances des neuroblastes en voie de différenciation est fortement attaquée.

5° Chez les Vertébrés inférieurs, au moins, les ganglions sympathiques sont confinés à la région abdominale. Chez les Amphibiens, le sympathique fibreux de la tête est une formation secondaire et tardive.

6° La présence, dans la tête des Vertébrés, de ganglions de nature sympathique n'est pas démontrée.

7° La nature sympathique des ganglions sphéno-palatin, otique et sous-maxillaire chez les Vertébrés supérieurs est mise en doute. Pour le ganglion ciliaire il y aurait deux ébauches d'origine distincte, l'une étant mésenchymateuse, probablement sympathique, l'autre étant liée, dès le début, au nerf oculo-moteur commun.

8° La métamérie du cordon limitrophe n'est probablement que secondaire.

9° Les processus successifs par lesquels se produisent les rapports entre les deux systèmes sympathique et cérébro-spinal sont loin d'être connus.

10° Il en résulte que, chez l'adulte, nous ne savons pas quelles fonctions relèvent uniquement du sympathique et lesquelles résultent d'une action combinée des deux systèmes.

11° La définition du sympathique par opposition au système cérébro-spinal n'est pas suffisamment établie. L'origine différente des deux systèmes ne suffit pas.

VI

BIBLIOGRAPHIE CONCERNANT LE DÉVELOPPEMENT DU SYMPATHIQUE DE 1909 A 1920.

1909. Kuntz. A contribution to the histogenesis of the sympathetic nervous system. *Anatomical Record*, vol. III, p. 158-165.

1909. Kuntz. The rôle of the vagi in the development of the sympathetic nervous system. *Anatomischer Anzeiger*, vol. XXXV, p. 381-390.

1910. Kuntz. The development of the sympathetic nervous system in Mammals, in Birds. *Journal of Comp. Neurology and Psychology*, vol. XX, p. 211-258, p. 283-308.

1910. Kuntz. A comparative study of the development of the sympathetic nervous system in birds and mammals. Abstract of paper read before the American Society of Zoölogists, Central Branch. Science. N. S. vol. XXXI, p. 837.

1911. Kuntz. The development of the S. N. S. in certain fishes, in the amphibia. *Journ. of Comp. Neur. et Psych.*, vol. XXI, p. 177-214, p. 397-416.

1911. Kuntz. The development of the S. N. S. in turtles. *Amer. Journn. Anat.*, vol. XI, p. 279-312.

1911. Kuntz. The evolution of the S. N. S. in Vertebrates. *Journ. Comp. Neur.*, vol. XXI, p. 215-36.

1911. Streeter. The development of the sympathetic nervous system. Keibel et Mall. Human Embryology. Entwicklung des sympathischen Nervensystems. *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen*, II, p. 144-154.

1912. Abel. Furter observations on the development of the sympathetic nervous system in the chick. *Journ. of Anat. et Physiology.*, vol. XLVII, p. 35-72.

1912. Ganfini. Lo sviluppo del sistema nervoso simpatico in alcuni pesci. *Archivio italiano di anatomia e di embriologia.*, vol. X, p. 574-645.

1912. Camus. Ueber die Entwicklung des sympathischen Nervensystems beim Frosch. *Archiv für mikrosk. Anat.*, vol. LXXXI, p. 1-52.

1913. Laignel-Lavastine. Définition du sympathique. *Gazette des hôpitaux*, n° 71, p. 1157-58.

1913. Kuntz. On the innervation of the digestive tube. *Journ. of Comp. Neurol.*, vol. XXIII.

1913. Kuntz. The development of the cranial sympathetic ganglia in the pig. *Journ. of Comp. Neur.*, vol. XXIII, p. 71-96.

1914. Kuntz. Further studies on the development of the cranial sympathetic ganglia. *Journ. of Comp. Neur.*, vol. XXIV, p. 235-268.

1914. Ganfini. Lo sviluppo del sistema nervoso simpatico in alcuni rettili. *Arch. ital. di Anat. e di Embriol.*, vol. XIII, p. 492-538.

1914. Goette. Die Entwicklung der Kopfnerven bei Fischen und Amphibien. *Arch. für mikrosk. Anat.*, vol. LXXXV, p. 1-165.

1914. Pedaschenko. Die Entwicklung der Augenmuskelnerven. *Anatomischer Anzeiger*, vol. XLVII, p. 145-180.

1914. Jona. Sullo sviluppo del sistema interrenale e del sistema cromaffine negli anfibii anuri. *Arch. ital. di Anat. e di Embriologia*, vol. XII, p. 311-348.

1914. Goormaghtigh. Organogenèse et histogenèse de la capsule surrénale et du plexus cœliaque chez les oiseaux et les mammifères. *Annales et Bull. de la Soc. de méd. de Gand*, vol. V.

1915. Bates. The development of the sympathetic nervous system in Elasmobranchs. *Anatomical Record*, vol. IX, p. 49-50.

1916. Ganfini. Lo sviluppo del sistema n. simpatico negli uccelli. *Arch. ital. anat. embriol.*, vol. XV, p. 91-138.

1917. Bruni. Appunti sullo sviluppo del sistema nervoso simpatico negli Amnioti. *Archivio per le scienze mediche.*, vol. XL, p. 176-179.

1918. Ganfini. Lo sviluppo del sistema n. simpatico negli mammiferi. *Arch. ital. anat. embriol.*, vol. XVI, p. 43-125.

1920. Guillaume. *Le sympathique et les systèmes associés.* Masson et Cie, Paris.

1920. L. Schwartz. Über die Entwicklung der Kopfganglien und des Kopfsympathicus der Forelle. *Folia neurobiol.*, vol. XI, p. 37-57.

1920. Roud. Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris. *Bull. de la Soc. vaudoise des sciences natur.*, vol. XXXVIII, p. 187-258.

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY

RECHERCHES D'ANATOMIE COMPARÉE

SUR

LE DUODENUM DE L'HOMME

ET DES MAMMIFÈRES

SA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE

ET FONCTIONNELLE

RECHERCHES D'ANATOMIE COMPARÉE

SUR

LE DUODENUM DE L'HOMME ET DES MAMMIFÈRES

SA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE ET FONCTIONNELLE

PAR

FERNAND VILLEMIN
Professeur d'Anatomie à l'École de Médecine de Reims.

Avec 29 figures dans le texte.

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1922

RECHERCHES D'ANATOMIE COMPARÉE

SUR LE

DUODÉNUM DE L'HOMME

ET DES MAMMIFÈRES

SA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE ET FONCTIONNELLE

INTRODUCTION

Le tube digestif sous-diaphragmatique de l'homme et des mammifères est divisé en segments : estomac, intestin grêle, gros intestin qui sont bien individualisés par des caractères morphologiques très différentiels ; il semble que la signification anatomique de ces segments, établie par la connaissance de ces caractères morphologiques macroscopiques et microscopiques, réponde d'une façon générale à leur signification fonctionnelle.

Ces segments sont eux-mêmes divisés d'une façon plus ou moins nette suivant les espèces en un certain nombre d'autres segments. Cette subdivision est le plus souvent basée sur des différences de structure. C'est ainsi que l'estomac présente plusieurs parties : la région du cardia, celle du fond, la région pylorique, différenciées surtout par la présence de glandes spéciales ; on peut même rencontrer dans la région du cardia, une zone aglandulaire plus ou moins étendue appelée par les auteurs allemands, le « vormagen ». Ces différences de structure de l'estomac

simple répondent à des fonctions différentes dont l'individualisation est encore plus marquée, chez les espèces où l'estomac est composé.

La partie initiale de l'intestin grêle présente des caractères morphologiques extérieurs tels que chez l'homme, en raison de sa longueur approximative de 12 travers de doigt, elle a été appelée duodénum. Elle s'étend du pylore à l'angle duodéno-jéjunal. Elle est située profondément dans le flanc droit formant une anse autour de la tête du pancréas ; elle est complètement fixe alors que le reste du grêle est mobile, et elle reçoit les conduits pancréatique et biliaire.

Chez les mammifères autres que l'homme, la portion initiale de l'intestin grêle est également appelée duodénum, bien que sa longueur soit très variable suivant les groupes et les espèces. Mais ses caractères généraux, soumis également à de grandes variations, rappellent néanmoins ceux du duodénum de l'homme : sa situation est profonde dans le flanc droit, sa fixité est relative et elle reçoit les conduits pancréatique et biliaire.

Cependant, si en raison de caractères morphologiques macroscopiques bien spéciaux on a toujours envisagé le duodénum comme une partie spéciale de l'intestin grêle ; dans son étude morphologique microscopique, on l'a toujours rattaché à ce dernier, puisque l'on considère que leurs différentes parties constitutives (muqueuse, sous-muqueuse, tissu lymphoïde, musculaire) ont la même structure.

On signale bien les glandes de Brunner comme étant la caractéristique du duodénum sans en donner d'ailleurs la répartition exacte. Mais cette caractéristique a perdu de sa valeur puisque les auteurs, surtout dans ces der-

nières années, tendent à rattacher de plus en plus les glandes de Brünner aux glandes pyloriques. Impressionnés par leurs ressemblances et leur continuité, ils ont créé au niveau de la région pylorique une zone glandulaire à cheval sur le pylore, comprenant la fin de l'estomac et le commencement de l'intestin grêle. Ils ont ainsi rattaché anatomiquement et fonctionnellement à l'estomac toute la portion du duodénum qui renferme des glandes de Brünner. Les auteurs allemands donnent même la dénomination de « nach magen » à la partie juxta-pylorique du duodénum, l'opposant ainsi au « vormagen » de la région cardiaque de l'estomac.

Cette façon de voir, si elle était exacte enlèverait au duodénum son individualité anatomique et fonctionnelle. Elle repose sur certains faits microscopiques souvent mal observés et pour l'interprétation desquels, on n'a tenu aucun compte d'autres faits microscopiques et macroscopiques. Seule, en effet, l'étude simultanée des caractères macroscopiques et microscopiques peut conduire à la vérité anatomique, surtout lorsqu'il s'agit d'organes dont la forme et la structure sont complexes.

J'ai appliqué ce principe directeur dans mes recherches sur le duodénum tant chez l'homme que chez d'autres mammifères.

Chez l'homme particulièrement, j'ai poursuivi l'étude du duodénum à tous les stades du développement et de l'accroissement de l'individu, en juxtaposant toujours les faits macroscopiques et les faits microscopiques. J'ai pu ainsi, préciser les limites du duodénum et identifier dans ce segment du tube digestif deux parties : une supérieure et une inférieure possédant des caractères morphologiques différentiels dont le principal est, pour la partie supé-

rieure : la présence de glandes de Brunner et pour la partie inférieure : l'absence de glandes de Brunner mais l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire.

Les recherches faites chez d'autres mammifères m'ont permis, d'une part, de confirmer cette façon de voir par des dispositions encore plus nettes que chez l'homme et d'autre part, grâce à la différence de niveau d'abouchement des conduits pancréatique et biliaire chez certaines espèces, d'établir que seul le conduit pancréatique exerce une influence sur la répartition des glandes de Brunner. Ces dernières, sont en effet normalement développées dans la partie supérieure du duodénum, lorsque le conduit biliaire s'y abouche. Elles n'existent pas dans la partie inférieure, là où s'abouche le conduit pancréatique.

De plus chez l'homme comme chez les autres mammifères, il existe des différences de structure très appréciables dans les éléments constitutifs du duodénum (muqueuse, sous-muqueuse, couches musculaires, tissu lymphoïde) suivant qu'on les envisage dans la partie supérieure ou dans la partie inférieure.

Néanmoins le problème de la signification morphologique et fonctionnelle des deux parties du duodénum reste dominé par ces deux faits anatomiques primordiaux : présence de glandes de Brunner dans la partie supérieure, présence du pancréas dans la partie inférieure. On s'expliquera ainsi, pourquoi j'ai été amené à donner un développement assez considérable à la question de l'identification des glandes de Brunner et des glandes pyloriques.

Comme dans ce travail, je toucherai à de nombreuses questions morphologiques, il m'est impossible de donner une bibliographie générale. Je rassemblerai dans un

exposé succint les documents recueillis dans la littérature et donnerai l'opinion des auteurs à propos de chaque question spéciale.

J'étudierai dans un premier chapitre le duodénum de l'homme (embryon, enfant, adulte).

Dans un deuxième chapitre celui d'autres mammifères classés en deux catégories : première catégorie, ceux dont les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent au même niveau ; deuxième catégorie, ceux dont les conduits s'abouchent à des niveaux différents.

Dans un troisième chapitre j'étudierai en me basant sur les faits exposés précédemment, la signification anatomique et fonctionnelle du duodénum.

Ce travail était très avancé en 1914. Interrompu par la guerre, il a été terminé dans le laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine de Strasbourg. Mon Maître et ami, le professeur P. Bouin, m'y a donné la plus large hospitalité : je l'en remercie bien vivement.

CHAPITRE PREMIER

LE DUODÉNUM DE L'HOMME

J'envisagerai dans ce chapitre les caractères macroscopiques (limites, configuration extérieure, configuration intérieure, circulation), et les caractères microscopiques, particulièrement ceux concernant les glandes de Brunner, chez l'homme adulte, l'enfant et l'embryon.

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

DÉFINITION GÉNÉRALE, LIMITES

Le duodénum de l'homme est représenté par toute la partie fixe de l'intestin grêle qui fait suite à l'estomac.

La limite supérieure est « nettement indiquée par le sillon duodéno-pylorique extérieurement, par la valvule pylorique intérieurement... toutefois le sillon duodéno-pylorique peut être limité à un bord ou même manquer complètement. On a cherché une limite visible dans la présence de la veine prépylorique, mais celle-ci peut être située à droite du pylore... » (Poirier, tome IV, fasc. I). La limite microscopique sera étudiée plus loin.

La limite inférieure est marquée pour la plupart des auteurs classiques par l'angle duodéno-jéjunal :

Certains auteurs avec Sappey arrêtent le duodénum au

passage de l'artère mésentérique supérieure ; pour eux tout ce qui est à droite serait duodénal et tout ce qui est à gauche serait jéjunal. Sappey proposait cette limite parce que d'après lui les glandes de Brunner s'arrêtaient au passage de l'artère.

Glisson allait plus loin, il arrêtait le duodénum à l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire.

Schneunert et Grimmer ont proposé de considérer d'une façon générale comme duodénum, la partie de l'intestin grêle qui contient des glandes de Brunner, sans toutefois donner de précisions sur le point où ces dernières s'arrêtent chez l'homme.

Helly donne également comme limite inférieure la fin des glandes de Brunner, prétendant qu'elles existent jusqu'au jéjunum.

L'angle duodéno-jéjunal ne peut pas constituer une limite anatomique précise, parce qu'il est soumis à de grandes variations de position tant chez l'embryon et l'enfant que chez l'adulte. Le passage de l'artère mésentérique supérieure est également très variable. Enfin limiter le duodénum à la présence des glandes de Brunner serait, comme nous le verrons ultérieurement, restreindre considérablement son étendue. Helly les dit exister jusqu'au jéjunum, mais la figure qu'il donne les montre au contraire bien développés jusqu'à l'ampoule de Vater et représentées ensuite par quelques îlots qui s'étendent seulement à quelques centimètres en dessous de l'abouchement des conduits. Or le jéjunum est chez l'adulte beaucoup plus éloigné de l'ampoule. Moi-même en 1911, j'ai donné comme limite inférieure du duodénum un rétrécissement et une valvule musculaire situés en amont de l'angle duodéno-jéjunal.

Je ne veux pas reprendre ici l'étude de cette valvule et du rétrécissement qui la marque extérieurement. Je me contenterai de rappeler que l'un et l'autre sont constants chez l'homme adulte, qu'ils coïncident avec le point d'insertion maxima du muscle de Treitz et que dans les cas très rares où les glandes de Brunner sont anormalement développées, elles ne dépassent jamais la valvule musculaire. Je renvoie à mes travaux antérieurs sur cette question[1]. Je signalerai néanmoins un fait mis en évidence au cours de mes recherches sur la circulation artérielle du duodénum et qui permet encore de préciser sa limite inférieure, en individualisant davantage le rétrécissement et la valvule musculaire. Il existe toujours une branche artérielle importante qui prend naissance sur le tronc commun des artères duodénales inférieures ou sur la première artère intestinale et qui se rend au rétrécissement duodéno-jéjunal et au muscle de Treitz[2] (fig. 5 et 9 d).

CONFIGURATION EXTÉRIEURE

L'anse duodénale ainsi délimitée, présente habituellement vue en place quatre portions qui proviennent de changements brusques dans son orientation. Les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent à la face

1. Consulter : sur la présence normale chez l'homme adulte d'un rétrécissement et d'une valvule musculaire au voisinage de l'angle duodéno-jejunal (*Comptes rendus de l'Association des anatomistes*, 1911, 6 p. 4 fig.)

A propos de la limite inférieure du duodénum. Signification anatomique du rétrécissement et de la valvule duodéno-jéjunale (*XIII*e *Congrès international de Médecine, section d'Anatomie,* Londres 1913).

2. D'autre part les recherches d'exploration radiologique des viscères montrent que la bouillie bismuthée marque un temps d'arrêt en amont du pli duodéno-jéjunal et révèle aussi la portion terminale du duodénum (Jaugeas, Barjon, Holzknecht).

postéro-interne de la deuxième portion (portion verticalement descendante) à des hauteurs variables. Ce niveau d'abouchement paraît soumis en effet aux variations de la longueur relative des différentes portions, qui elle-même subit les modifications de forme du duodénum.

En dehors d'une dilatation initiale de la première portion (portion horizontale), les auteurs ne signalent aucune caractéristique extérieure. Cependant à un examen attentif surtout s'il est précédé de remplissage avec un liquide fixateur, on note sur la deuxième portion, l'existence d'un rétrécissement plus ou moins marqué suivant les individus.

Ce rétrécissement est toujours situé au-dessus de l'ampoule de Vater (caroncula major) et suit cette dernière dans ses variations de position. Il se trouve généralement à la partie moyenne de la deuxième portion ; mais si l'ampoule de Vater est haute, (ceci arrive dans les cas où la première portion est longue), il se rapproche du premier coude du duodénum et paraît même se confondre avec lui ; si elle est basse, (première portion courte), il peut descendre jusqu'au voisinage du deuxième coude. Il n'est habituellement pas transversal, mais légèrement oblique de bas en haut et de gauche à droite. Intéressant parfois tout le pourtour de l'intestin, il est dans d'autres cas limité au flanc droit (fig. 4 et 5).

Je propose de lui donner le nom de *rétrécissement supravatérien*.

Ce rétrécissement divise le duodénum en deux parties : 1° une partie supérieure comprise entre lui et le pylore ; 2° une partie inférieure comprise entre lui et le rétrécissement duodéno-jéjunal.

La partie supérieure est généralement dilatée. Les

vaisseaux sont disposés irrégulièrement à sa surface qui ressemble à la surface extérieure de l'antre pylorique.

La partie inférieure, tout en étant d'un diamètre légèrement supérieur à celui du reste de l'intestin grêle, y ressemble beaucoup[1]. Les vaisseaux la strient transversalement et laissent deviner la disposition circulaire des valvules conniventes (fig. 4 et 5).

Quel que soit le niveau où siège le rétrécissement, la longueur de la partie supérieure est toujours plus petite que celle de la partie inférieure.

La première représente le 1/3 de la longueur totale du duodénum, elle varie de 7 à 10 centimètres, la seconde en représente les 2/3 et varie de 12 à 16 centimètres.

CONFIGURATION INTÉRIEURE

Il est classique d'admettre que les valvules conniventes n'existent pas dans le début du duodénum. Les auteurs, ou bien limitent l'absence de valvules conniventes à la première portion (portion horizontale), ou bien disent qu'elle s'étend à 3 ou 5 centimètres du pylore.

En réalité, c'est le rétrécissement supravatérien qui limite vers le bas la zone duodénale où les valvules conniventes n'existent pas. Dans cette zone, la muqueuse est complètement lisse ou présente le plus souvent des plis longitudinaux dont la disposition rappelle ceux de

1. Dans certains cas, la troisième portion (portion horizontale) est dilatée. Cette dilatation d'ailleurs très inconstante, tient vraisemblablement à des causes mécaniques (compression en aval par l'artère mésentérique supérieure). Je n'en ai pas tenu compte dans cet exposé. Je n'ai pas tenu compte non plus des anomalies de forme du duodénum, qui présente le plus souvent la forme en U des classiques, où l'on distingue quatre portions (une première horizontale, une deuxième verticalement descendante, une troisième horizontale, une quatrième verticalement ascendante). La longueur relative de ces différentes portions est très variable.

l'antre pylorique. A mesure qu'on s'éloigne du pylore, les plis ont tendance à devenir transversaux, mais leur base d'implantation reste large, leur hauteur est faible. En somme, ils n'ont jamais avant le rétrécissement l'aspect régulièrement lamellaire et transversal des valvules conniventes. A l'endroit du rétrécissement un ou deux de ces plis prennent les caractères des valvules et coiffent l'ampoule de Vater.

Au niveau de cette dernière, on trouve une zone où la muqueuse est lisse, puis les valvules conniventes se disposent régulièrement, parfois imbriquées les unes sur les autres, parfois réunies par des anastomoses plus ou moins obliques (fig. 1).

Sur la fin de la 4e portion (portion verticalement ascendante), une ou deux d'entre elles deviennent plus hautes, plus volumineuses et sont renforcées d'un éperon musculaire alors que les autres n'en possèdent pas. Il s'agit là de la valvule duodéno-jéjunale, limite inférieure du duodénum (fig. 9 *d*).

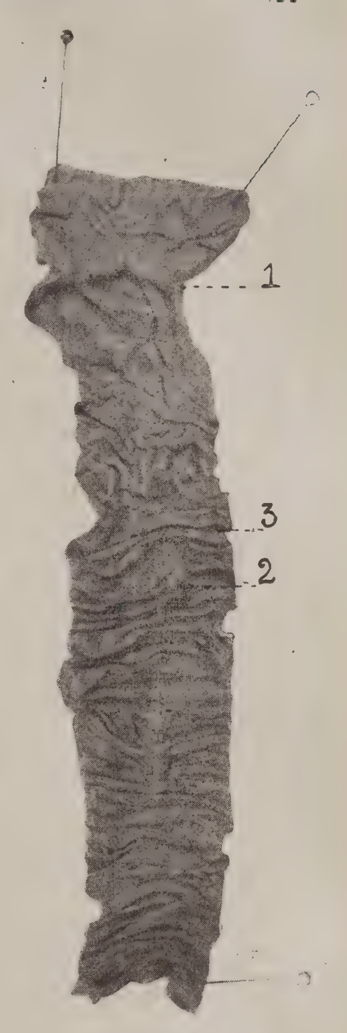


Fig. 1. — Configuration intérieure du duodénum de l'homme (adulte), photographie.

1, pylore. — 2, ampoule de Vater. — 3, premières valvules conniventes au niveau du rétrécissement supra-vatérien.

On peut donc dire que la partie supérieure du duodénum ne présente pas de valvules

conniventes tandis que l'inférieure en est abondamment pourvue. Je reviendrai ultérieurement sur cette disposition et à propos de la constitution anatomique du duodénum, j'étudierai leur morphogénèse.

Les villosités intestinales se voient très nettement à l'œil nu et apparaissent sous forme de petites pointes dont l'ensemble donne à la muqueuse l'aspect d'une mousse fine. Dans la partie supérieure, la disposition générale est plus grossière que dans la partie inférieure ; cela tient à ce que les villosités y sont plus larges et plus espacées.

De plus, dans la partie inférieure on voit de nombreuses petites granulations : petits amas lymphoïdes qui n'existent pas dans la partie supérieure.



Fig. 2. — Configuration intérieure du duodénum de l'homme (nouveau-né).

1, pylore. — 2, caroncula minor. — 3, caroncula major (ampoule de Vater). — 4, ébauche des valvules conniventes.

Les caractères macroscopiques différentiels des deux parties du duodénum sont d'autant plus nets qu'on s'adresse à des individus plus jeunes.

Chez le nouveau-né, le rétrécissement supravatérien est bien marqué et correspond intérieurement à l'extrémité supérieure de l'ampoule de Vater (caroncula major). Au-dessus de lui, la muqueuse duodénale est unie et ne présente rien qui rappelle l'ébauche des valvules conniventes. A son niveau, on trouve un pli transversal où vient se perdre le frein supérieur de la caroncula major. Au-dessous de lui, la muqueuse présente des plis transver-

saux disposés régulièrement ; ce sont les ébauches des futures valvules conniventes (fig. 2).

Elles apparaissent au septième mois et sur des embryons plus jeunes on ne remarque rien qui permette de différencier les deux parties du duodénum, en dehors de l'ampoule de Vater (abouchement des conduits pancréatique principal et biliaire).

Dans les premiers mois de la vie embryonnaire, l'évotion seule du duodénum suffit pour individualiser les deux parties.

His a montré que chez l'embryon de cinq semaines les conduits pancréatiques et biliaires s'abouchent à la fin du duodénum.

A la sixième semaine, ce dernier prend la forme d'une anse et la partie comprise entre l'abouchement des conduits et l'angle duodéno-jéjunal ne représenterait à cette époque pour Toldt et Brœsike que la partie horizontale inférieure du duodénum de l'adulte ; la partie ascendante (4e portion) viendrait de la partie initiale de l'anse intestinale.

J'ai repris cette étude à partir du troisième mois de la vie embryonnaire.

Chez des embryons de trois à quatre mois, les différentes portions du duodénum sont déjà marquées et l'anse duodénale offre une forme générale en V. La caroncula major au lieu d'être située au niveau de la 2e portion se trouve après le 2e coude qui sépare les deux portions verticales et par conséquent très près de la fin apparente du duodénum. La distance entre la caroncula major et le pylore est de 12 millimètres tandis qu'elle atteint à peine 4 ou 5 millimètres de la caroncula à l'angle duodéno-jéjunal. Quelques millimètres avant la

caroncula major, on voit une saillie plus petite, c'est la caroncula minor (abouchement du canal de Santorini fig. 3 *a*).

Chez des embryons de cinq mois, la situation des deux caroncules par rapport au pylore et au 2e coude du duo-

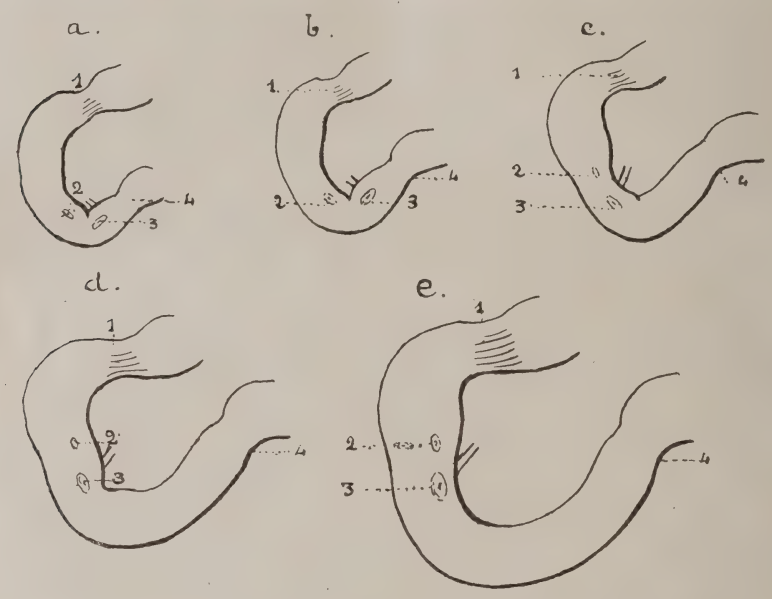


Fig. 3. — Stades de développement du duodénum.
a, 3 à 4 mois; *b*, 5 mois; *c*, 6 mois; *d*, 7 à 8 mois; *e*, nouveau-né.
1, pylore. — 2, caroncula minor. — 3, caroncula major (A. V.). — 4, rétrécissement duodéno-jéjunal.

dénum est la même que précédemment. La distance entre la caroncula major et le pylore est d'environ 12 millimètres, mais l'angle duodénojéjunal et surtout le rétrécissement qui marque la fin du duodénum sont plus éloignés ; il sont à 8 millimètres (fig. 3 *b*).

Chez des embryons de six mois, la caroncula major est nettement dans la portion verticalement descendante ; la distance qui la sépare du pylore et celle qui la sépare de

la fin du duodénum sont de 15 millimètres. Il apparaît un rétrécissement immédiatement au-dessus de la caroncula major (fig. 3 *c*).

Chez des embryons de sept à huit mois, la distance entre la caroncula major et la fin du duodénum est plus grande que celle qui la sépare du pylore (fig. 3 *d*).

Chez le nouveau-né (*fœtus à terme*), la caroncula major occupe à peu près la situation relative qu'elle aura chez l'adulte. Elle se trouve sur la 2e portion à 15 millimètres du pylore. La fin du duodénum marquée par le rétrécissement duodéno-jéjunal en est à 25 ou 30 millimètres. La caroncula minor existe toujours, elle est dans la partie supérieure du duodénum (fig. 3 *e*).

Constante et bien développée chez le fœtus puisqu'elle atteint presque les dimensions de la caroncula major, elle va d'abord rester stationnaire puis disparaîtra. Elle existe presque toujours chez l'enfant tandis que chez l'adulte sur 31 duodénums examinés je ne l'ai trouvée que trois fois bien développée et répondant à un canal de Santorini perméable.

La régression de la caroncula minor suit celle du canal de Santorini (His, Toldt, Charpy). L'une et l'autre sont des exceptions chez l'adulte. C'est pourquoi je n'en parlerai pas dans la suite de cet exposé.

Ces faits montrent qu'au début du développement du duodénum, la seule partie bien développée est celle qui est comprise entre le pylore et la caroncula major (ampoule de Vater). Elle correspond à la partie supérieure du duodénum de l'adulte. Elle est séparée de la caroncula major par un rétrécissement. Elle contient la caroncula minor bien développée chez l'embryon et l'enfant, mais qui régresse au cours de l'accroissement de l'indi-

vidu pour disparaître la plupart du temps chez l'adulte. Cette première partie présente dès le début des dimensions relatives normales et son accroissement est proportionnel à l'accroissement général du corps.

La partie inférieure est primitivement peu développée. Dans les premiers mois sa longueur est presque nulle, son accroissement est ensuite plus grand que l'accroissement général du corps.

VASCULARISATION

Je n'envisagerai que la disposition artérielle, n'ayant pas entrepris de recherches personnelles sur les veines et sur les lymphatiques.

Le duodénum reçoit ses artères de deux territoires différents : celui de l'artère hépatique et celui de l'artère mésentérique supérieure. Les descriptions classiques varient légèrement suivant les auteurs : les uns donnent plus d'importance au territoire de l'artère mésentérique, les autres décrivent avec plus d'insistance les branches données par l'artère hépatique.

Avant d'exposer mes recherches personnelles, je vais donner le résumé de la disposition artérielle, le plus communément admise. « L'artère gastro-duodénale naît au niveau du bord inférieur de la première portion du duodénum, passe derrière celle-ci entre elle et la tête du pancréas, dans l'épaisseur du tissu conjonctif qui les unit, se divise bientôt en deux branches, gastro-épiploïque droite et pancréatico-duodénale des auteurs français, qu'en raison de ses nombreux rameaux intestinaux Charpy propose d'appeler *duodéno-pancréatique droite*. L'artère mésentérique supérieure donne par son

côté droit, au point où elle longe le flanc droit de la portion descendante du duodénum, une branche artérielle qui se dirige de gauche à droite le long de la moitié gauche de l'anneau duodénal, c'est l'artère pancréatico-duodénale gauche ou inférieure duodéno-pancréatique gauche. A gauche la même artère donne quelques rameaux qui se portent sur l'angle duodénal (rami-duodénales de Theile).

Chaque artère duodéno-pancréatique se subdivise en deux branches qui passent devant et derrière la tête du pancréas et s'anastomosent à plein canal avec celle du côté opposé. De cette façon sont formées deux arcades duodéno-pancréatiques, l'une antérieure, l'autre postérieure qui longent la concavité de l'anneau duodénal et la convexité du pancréas. De la convexité des arcades naissent des branches destinées aux deux faces du duodénum, tandis que de la concavité partent des branches glandulaires qui pénètrent dans le pancréas. Les deux arcades communiquent largement par leurs branches (Verneuil) » Poirier, T. IV.

Wiart et après lui Rio-Bianco ont fait ressortir l'inexactitude de cette description, surtout en ce qui concerne l'origine des artères supérieures. Pour eux, l'artère gastro-duodénale donne une branche collatérale importante avant de s'engager en arrière du duodénum qui croise le canal cholédoque et descend en arrière du pancréas, (ils l'appellent *pancréatico-duodénale supérieure droite*), et ses deux branches terminales au bord supérieur de la 1re portion du duodénum : la gastro-épiploïque droite et la *pancréatico-duodénale inférieure droite*. Les artères gauches naissent sur l'artère mésentérique supérieure par un tronc commun que Rio-Bianco appelle *pancréatico-duo-*

dénojéjunal, parce qu'il donne en plus des pancréatico-duodénales un rameau important pour le jéjunum.

Pour Wiart et Rio-Bianco, les deux arcades artérielles duodénales sont postérieures; ils suppriment donc de leur nomenclature les termes d'antérieure et postérieure pour donner aux branches droites ceux de droite supérieure et inférieure (à cause du niveau d'origine). Rio-Bianco signale des rameaux constants nés directement de la gastro-duodénale et destinés à la première portion du duodénum, et des rameaux inconstants venus de l'artère hépatique.

Les recherches que j'ai entreprises sur la circulation artérielle du duodénum ne peuvent pas être exposées d'une façon détaillée dans ce mémoire ; je me contenterai, en tenant compte d'ailleurs des données de Wiart et de Rio-Bianco, de préciser certains points laissés dans l'ombre ou décrits d'une façon inexacte par les classiques (origine des artères, modes de distribution collatérale et terminale, importance relative de chacun des territoires), qui peuvent avoir un intérêt dans l'étude générale du duodénum.

Je ferai tout d'abord remarquer et cela d'accord avec Charpy que les artères destinées au duodénum (surtout les supérieures) ne donnent pas ou donnent peu de branches au pancréas. Je ne leur conserverai pas la domination de pancréatico-duodénales ou duodéno-pancréatiques, je les nommerai simplement *duodénales*. D'autre part celles qui naissent de l'artère hépatique seront supérieures et celles qui naissent de l'artère mésentérique seront inférieures, parce que les unes se distribuent à la partie supérieure du duodénum et que les autres se distribuent à la partie inférieure.

Artères duodénales supérieures. — Les artères duodénales supérieures sont au nombre de deux : une antérieure et une postérieure.

La postérieure, prend naissance ou sur l'artère hépatique en même temps que l'artère gastro-duodénale, ou sur cette dernière avant qu'elle s'engage en arrière de la 1re portion horizontale du duodénum. Elle descend appliquée contre la face postérieure du pancréas par le fascia de Treitz jusqu'à hauteur de l'ampoule de Vater, où elle s'anastomose avec l'artère duodénale inférieure postérieure, constituant avec cette dernière une arcade artérielle postérieure.

Peu après sa naissance, elle abandonne une branche importante horizontale qui se distribue à la face postérieure du début du duodénum jusqu'au pylore (br. duodéno-pylorique postérieure). Puis elle donne une série de collatérales pour la face postérieure de la portion verticalement descendante. L'une d'elles plus volumineuse, cravate la face postérieure du rétrécissement supra-vatérien. En croisant le cholédoque elle envoie quelques petits rameaux qui remontent le long de ce conduit et s'y distribuent.

Son anastomose avec l'artère duodénale inférieure postérieure est simple ou double. Dans le cas d'anastomose double, la division peut être ou terminale ou s'effectuer très haut. L'arcade artérielle et alors double.

Cette artère est la « pancréatico-duodénale supérieure droite » de Wiart et Rio-Bianco.

L'antérieure naît de l'artère gastro-duodénale droite au moment où après être passée entre le duodénum et le pancréas elle devient antérieure et se divise en ses deux branches terminales : *artère gastro-épiploïque droite* et *duodénale supérieure antérieure.*

Elle donne, immédiatement après sa naissance, un rameau important qui remonte jusqu'au pylore en se distribuant à la face antérieure du début du duodénum

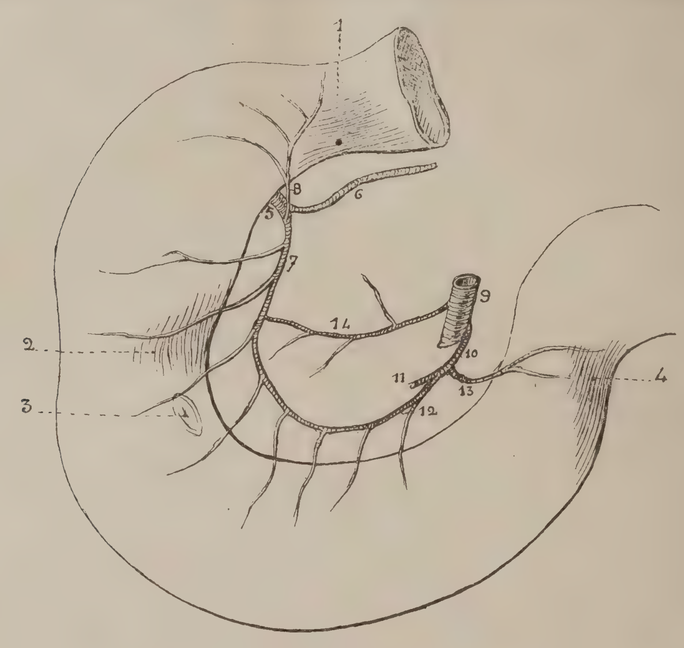


Fig. 4. — Vascularisation artérielle du duodénum et configuration extérieure (face antérieure).

1, pylore. — 2, rétrécissement supra-vatérien. — 3, ampoule de Vater. — 4, rétrécissement duodéno-jéjunal. — 5, artère gastro-duodénale. — 6, artère gastro-épiploïque droite. — 7, artère duodénale supérieure antérieure. — 8, branche duodéno-pylorique antérieure. — 9, artère mésentérique supérieure. — 10, tronc des artères duodénales inférieures. — 11, artère duodénale inférieure postérieure (sectionnée). — 12, artère duodénale inférieure antérieure. — 13, branche duodéno-jéjunale. — 14, artère transversale de la tête du pancréas. (Les branches accessoires supérieures ne sont pas figurées.)

(branche duodéno-pylorique antérieure), puis elle descend sur la face antérieure du pancréas, le long et à une distance variable du flanc gauche de la 2e portion du duodénum, abandonnant plusieurs collatérales pour sa face antérieure. L'une d'elles cravate le rétrécissement supra-vatérien. L'anastomose avec l'artère duodénale inférieure

antérieure est simple ou double comme pour la postérieure. Elle se fait toujours à hauteur de l'ampoule de Vater.

Dans la majorité des cas, on voit une artère qui traverse de gauche à droite la tête du pancréas et vient se jeter perpendiculairement dans l'artère duodénale supérieure antérieure, un peu au-dessus de l'ampoule de Vater. Cette artère provient habituellement de l'artère mésentérique supérieure et se distribue à la tête du pancréas. Elle peut naître de l'artère hépatique. Elle est signalée par Sappey, Paulet, Testut. Rio-Bianco la regarde comme exceptionnelle.

Branches duodénales accessoires supérieures. — Je dénomme ainsi des rameaux artériels de nombre et d'importance variables qui naissent, soit de l'artère gastro-duodénale, soit de l'artère hépatique proprement dite, soit même de l'artère cystique. Dans ces deux derniers cas elles descendent dans l'épaisseur du petit épiploon, en avant du cholédoque et se perdent dans la portion initiale du duodénum qu'ils abordent par son bord supérieur. Ces rameaux sont signalés par Rio-Bianco et appelés par lui « rameaux duodénaux supérieurs ». Ceux qui naissent de l'hépatique seraient considérés comme exceptionnels, tandis que ceux qui viennent de la gastro-duodénale seraient constants. Je crois que les uns et les autres ont la même signification.

Artères duodénales inférieures. — Elles naissent presque toujours par un tronc commun de l'artère mésentérique supérieure. L'émergence de ce tronc se fait au-dessus de la naissance de la première artère intestinale,

rarement de son flanc droit comme l'admettent les auteurs, mais de son flanc gauche ou de sa face postérieure. Il descend obliquement à droite et se divise plus ou moins tôt en deux branches : l'une pénètre le pancréas

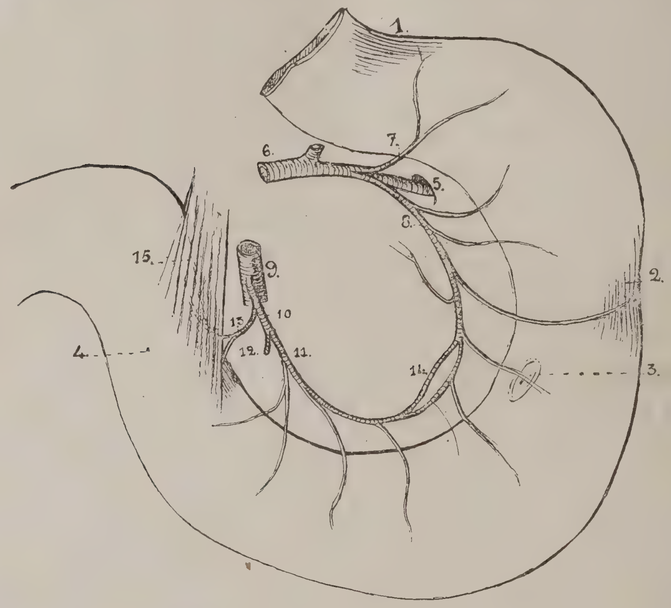


Fig. 5. — Vascularisation artérielle du duodénum et configuration extérieure (face postérieure).

De 1 à 5, comme pour la figure précédente. — 6, artère hépatique. — 7, branche duodéno-pylorique postérieure. — 8, artère duodénale supérieure postérieure. — De 9 à 13, comme pour la figure précédente. — 14, anastomose. — 15, muscle de Treitz.

et devient l'artère duodénale inférieure antérieure, l'autre, appliquée contre la face postérieure du pancréas, est l'artère duodénale inférieure postérieure.

Avant de se diviser, le tronc commun abandonne une branche importante qui se dirige à gauche et va se distribuer à la région du rétrécissement et de la valvule duodéno-jéjunaux ainsi qu'au muscle de Treitz.

Parfois l'artère duodénale inférieure antérieure et la

postérieure donnent chacune dès leur origine, une branche destinée au rétrécissement et au muscle de Treitz. Cette branche peut naître également de la première artère intestinale.

L'artère duodénale inférieure antérieure, après avoir pénétré le pancréas, se distribue à la face antérieure du duodénum jusqu'à l'ampoule de Vater où elle s'anastomose avec l'artère duodénale supérieure antérieure. Il est à remarquer qu'elle ne repose pas sur la face antérieure du pancréas ; elle est recouverte par une partie de la glande qui la déborde, néanmoins l'arcade qu'elle forme avec l'artère duodénale inférieure antérieure est bien antérieure par rapport à celle qui est formée par les deux branches postérieures, contrairement à l'opinion de Wiart et de Rio-Bianco. La distribution des collatérales de cette arcade se fait bien à la face antérieure du duodénum.

L'artère duodénale inférieure postérieure reste appliquée contre la face postérieure du pancréas, et repose sur le fascia de Treitz. Elle donne des collatérales pour la face postérieure du duodénum et s'anastomose à hauteur de l'ampoule de Vater avec l'artère duodénale supérieure postérieure.

Les artères duodénales inférieures donnent quelques branches à la tête du pancréas.

En résumé, la circulation artérielle du duodénum est double : les artères supérieures proviennent de l'artère hépatique soit directement soit indirectement par l'artère gastro-duodénale ; les artères inférieures, de l'artère mésentérique supérieure.

Les artères supérieures vascularisent la partie supé-

rieure du duodénum et, pour sa portion initiale, offrent une disposition bien spéciale représentée par les branches duodéno-pyloriques et par les branches accessoires supérieures. Elles donnent une collatérale importante pour le rétrécissement supra-vatérien.

Les artères inférieures vascularisent la partie inférieure du duodénum et donnent une artère spéciale pour la région du rétrécissement duodéno-jéjunal et pour le muscle de Treitz.

Les deux territoires artériels s'anastomosent à hauteur de l'ampoule de Vater, constituant ainsi une double arcade artérielle : l'une antérieure et l'autre postérieure (fig. 4 et 5).

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES. — CONSTITUTION ANATOMIQUE

On admet habituellement que la paroi du duodénum est formée de trois couches : une muqueuse, une sous-muqueuse et une musculaire, absolument comparables à celles du reste de l'intestin grêle.

Les glandes de Brunner et l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire différencieraient seuls le duodénum.

Je montrerai ultérieurement que les différentes couches ne sont pas semblables dans toute l'étendue du duodénum à celles du reste de l'intestin grêle, mais auparavant j'étudierai la répartition topographique des glandes de Brunner en l'envisageant successivement dans la longueur du duodénum par rapport à l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire, et dans son épaisseur par rapport à la muqueuse et à la sous-muqueuse.

RÉPARTITION TOPOGRAPHIQUE DES GLANDES DE BRUNNER DANS LA LONGUEUR DU DUODÉNUM

Les avis des auteurs sont très partagés sur ce sujet.

Wepfer signale le premier les glandes duodénales, sans insister sur leur répartition.

Brunner les arrête à l'abouchement des conduits et leur donne le nom de pancréas secondaire.

Bischoff les voit groupées derrière le pylore mais s'étendant jusqu'à la fin du duodénum.

Kölliker les montre très développées au niveau du pylore, formant un cercle de glandes qui s'étend à peu près jusqu'à l'abouchement du canal biliaire. En descendant elles deviennent plus rares, plus petites, pour disparaître dans la partie horizontale du duodénum.

Pour Henle, le contenu des glandes situées dans le voisinage du pylore est plus granuleux que celui des glandes situées dans le fer à cheval du duodénum. Disposées d'abord en une couche très dense, elles s'espacent et disparaissent complètement dans la partie inférieure.

Frey les signale en masses compactes jusqu'à l'abouchement du cholédoque et ensuite isolées.

Pour Hoffmann, elles s'étendent à 8 ou 10 centimètres du pylore, néanmoins il en trouve encore dans le reste du duodénum.

Schaffer note une couche régulière de glandes à 6 centimètres du pylore.

Rawitz les décrit jusqu'à l'abouchement du canal cholédoque.

Stöhr affirme qu'elles n'existent que dans la moitié supérieure du duodénum.

Sappey les arrête au passage de l'artère mésentérique

supérieure, et pour cette raison considère ce dernier comme la limite inférieure du duodénum.

Werber prétend que les glandes de Brunner sont plus développées chez le nouveau-né que chez l'adulte. Il croit à une régression au cours de l'accroissement de l'individu.

Castellant les signale jusqu'à l'angle duodéno-jéjunal et les localise surtout dans les plis intestinaux.

Pour Helly, elles s'étendent jusqu'à l'angle duodéno-jéjunal.

En somme pour les uns, les glandes de Brunner atteignent l'angle duodéno-jéjunal, pour les autres elles ne dépassent pas l'abouchement du cholédoque, et pour une troisième catégorie d'auteurs, elles dépassent l'abouchement du cholédoque et se terminent dans la partie transversale du duodénum.

L'opinion habituellement admise par les classiques est celle que l'on retrouve dans le traité de Poirier. « Elles sont surtout abondantes dans la première portion où elles forment une couche continue jusqu'à l'embouchure du cholédoque. A partir de ce point, elles diminuent progressivement en nombre et disparaissent totalement vers l'angle duodéno-jéjunal ».

J'ai déjà eu l'occasion, dans mes recherches sur la valvule duodéno-jéjunale, de montrer que dans des cas très rares chez l'adulte les glandes de Brunner s'étendaient jusqu'à la valvule musculaire, c'est-à-dire jusqu'à la fin du duodénum. Elles l'atteignent habituellement chez l'enfant. Je pensai qu'il s'agissait d'une régression effectuée au cours de l'accroissement de l'individu. J'ai repris depuis l'étude systématique de la topographie des glandes de Brunner chez l'embryon, le nouveau-né, l'enfant et l'homme adulte.

Embryon. — Les premières ébauches des glandes de Brunner apparaissent, chez des *embryons de trois à quatre mois* sous forme d'invaginations de l'épithélium intestinal. Ces invaginations s'enfoncent profondément, se ramifient très rapidement tout en conservant les caractères histologiques de l'épithélium. On ne les rencontre que dans la partie du duodénum située entre le pylore et l'ampoule de Vater (fig. 6).

A six mois les ébauches sont plus nombreuses, plus ramifiées, mais ne dépassent pas l'ampoule de Vater. Elles ressemblent davantage qu'au stade précédent aux glandes de Brunner de l'adulte (fig. 7).

Du septième au huitième mois. — Les glandes de Brunner constituent une couche presque continue depuis le pylore jusqu'à l'ampoule de Vater. Leurs cellules sont parfaitement différenciées de celles des glandes de Lieberkühn et de l'épithélium intestinal (fig. 8).

A la naissance. — La disposition est la même que précédemment; mais le plus souvent, on trouve après l'ampoule de Vater quelques petits îlots glandulaires qui sont toujours localisés aux ébauches des valvules conniventes.

Enfant. — Dans les premières années, il existe une véritable poussée dans le développement des glandes de Brunner.

Jusqu'à l'âge de quatre ans, elles atteignent souvent en grand nombre la fin du duodénum, c'est-à-dire l'ébauche de la valvule duodéno-jéjunale. A partir de cette époque, mais surtout de six à huit ans, on assiste à leur régression dans la partie du duodénum située au-dessous de l'ampoule de Vater. On voit les îlots glandulaires disparaître, remplacés par de petits amas lymphoïdes.

Adulte. — Mes recherches chez l'adulte ont porté sur 31 duodénums d'individus âgés de dix-sept à soixante ans morts de maladies n'ayant pas entraîné une hospitalisation prolongée.

Au point de vue de la répartition des glandes de Brunner dans la longueur, ces duodénums peuvent être répartis en trois catégories :

Dans la première catégorie (20 cas), les glandes de Brunner s'arrêtent à l'ampoule de Vater (fig. 9 *c*).

Dans la deuxième (8 cas), les glandes de Brunner, très développées jusqu'à l'ampoule la dépassent de quelques centimètres, représentées alors par quelques îlots.

Dans la troisième (3 cas), ces îlots atteignent la fin de la quatrième portion (valvule duodéno-jéjunale). La plupart de ces îlots sont en voie de régression (formation de petits amas lymphoïdes). Les tubes glandulaires qui les constituent sont plus petits que ceux des glandes sus-jacentes à l'ampoule de Vater.

En résumé, les ébauches des glandes de Brunner apparaissent chez des embryons de trois à quatre mois (fait déjà signalé par Anile et par Brand) sous forme d'invaginations profondes et rapidement ramifiées de l'épithélium intestinal, dans la région située entre le pylore et l'ampoule de Vater (partie supérieure du duodénum). Nous avons vu précédemment que cette partie présente seule à ce stade du développement, les caractères morphologiques extérieurs du duodénum de l'adulte ; la partie inférieure étant très réduite.

Dans les premières années après la naissance, les glandes dépassent généralement l'ampoule de Vater et atteignent même la fin du duodénum.

Elles régressent ensuite, pour rester localisées, dans la majorité des cas chez l'adulte, à la partie supérieure du duodénum.

RAPPORTS DES GLANDES DE BRUNNER AVEC LA MUQUEUSE ET LA SOUS-MUQUEUSE.

On sait depuis longtemps que les glandes de Brunner sont réparties dans la muqueuse et la sous-muqueuse duodénales. Elles constituent ainsi une couche interne et une couche externe séparées l'une de l'autre par la muscularis mucosæ (Kuckzinski, Schaffer, Renaut, Castellant). Pour ces auteurs, la couche externe est toujours beaucoup plus importante que la couche interne. Renaut décrit même la couche interne comme étant constituée par de simples culs-de-sac appartenant aux glandes sous-jacentes. Castellant précise la répartition topographique des deux couches glandulaires : « Les glandes de la sous-muqueuse d'abord très abondantes et formant une couche à peu près continue dans la première partie du duodénum, s'espacent de plus en plus et finissent par se localiser à peu près exclusivement au niveau des valvules conniventes et particulièrement à leur sommet... La distribution générale des glandes de Brunner intra-muqueuses est analogue à celle des glandes de la sous-muqueuse. Ces glandes deviennent de moins en moins abondantes à mesure qu'on s'éloigne du pylore, elles cessent presque complètement au niveau de l'union de la première portion du duodénum avec la seconde ; on n'en retrouve plus au delà qu'accidentellement ».

J'ai pu constater avec les auteurs précédents que les deux couches glandulaires diminuent d'importance à

mesure que l'on s'éloigne du pylore ; elles présentent chez l'adulte de grandes variations individuelles. Ces variations s'expliquent facilement par l'étude de la disposition des couches glandulaires au cours du développement et de la croissance de l'individu.

Embryons. — Jusqu'à la naissance, on ne peut établir aucune distinction entre la partie des glandes qui sera la couche muqueuse et celle qui sera la couche sous-muqueuse. La muscularis mucosæ n'est pas encore différenciée dans l'intestin grêle. Les glandes de Brunner constituent d'abord des amas isolés qui se rapprochent progressivement les uns des autres, pour former dès le septième mois une couche continue (fig. 6, 7, 8).

Cette dernière s'étend du pylore au rétrécissement qui marque la limite entre la partie supérieure et la partie inférieure du duodénum à quelques millimètres de l'ampoule de Vater. Du côté de la muqueuse, elle est assez nettement séparée des glandes de Lieberkühn avec lesquelles elle n'est en continuité que de place en place, pour déboucher dans la lumière intestinale.

Enfant. — Après la naissance, la muscularis mucosæ divise la couche glandulaire en deux parties : une partie interne intra-muqueuse et une partie externe sous-muqueuse. Entre trois et quatre ans, la délimitation est tout à fait nette. La couche interne est très mince par rapport à la couche externe ; intimement mêlée aux glandes de Lieberkühn, elle semble ne représenter que la partie excrétrice des glandes sous-muqueuses qui traversent par endroits la muscularis mucosæ.

Les deux couches glandulaires s'étendent ainsi très près

de l'ampoule de Vater ; la couche muqueuse disparaît alors complètement et les amas glandulaires constitutifs de la couche sous-muqueuse s'éloignent les uns des autres.

En général, les deux couches bien différenciées occupent les 2/3 de la partie supérieure du duodénum, le dernier tiers renferme seulement des amas glandulaires isolés sous-muqueux. Après l'ampoule de Vater, ces amas s'espacent de plus en plus et se localisent de préférence dans les valvules conniventes. On en trouve dans les premières années jusqu'à la fin du duodénum, c'est-à-dire jusqu'à la valvule duodéno-jéjunale.

Adulte. — Chez l'homme adulte, l'étendue relative des deux couches glandulaires est soumise à de grandes variations individuelles ; mais on peut dire que d'une façon générale la couche externe (sous-muqueuse) est toujours beaucoup plus développée que la couche interne (muqueuse). Cette dernière est régulière, sans cloisonnements très marqués et toujours plus ou moins mélangée aux glandes de Lieberkühn, tandis que la première est cloisonnée par des prolongements de la muscularis mucosæ et du stroma conjonctif qui la pénètrent et délimitent des lobules glandulaires (fig. 9 *a*).

Les deux couches réunies s'étendent sur une longueur relativement moindre que chez l'enfant. Elles n'occupent en général que la moitié de la partie supérieure du duodénum (fig. 9 *b*). Dans le reste, la couche muqueuse disparaît, et la couche sous-muqueuse n'est plus représentée que par des amas glandulaires, dont l'importance diminue à mesure que l'on se rapproche de l'ampoule de Vater (fig. 9 *c*).

Nous avons vu précédemment, que dans la majorité des cas on ne rencontrait plus de glandes de Brunner après l'ampoule de Vater, c'est-à-dire dans la partie inférieure du duodénum. Lorsqu'elles existent, elles sont presque toujours localisées dans les valvules conniventes en dehors de la muscularis mucosæ qu'elles traversent, pour communiquer avec la lumière intestinale, soit par une glande de Lieberkühn, soit plus rarement par un tube dont la structure rappelle celle des glandes de Brünner.

En résumé, il existe chez l'enfant et chez l'adulte une double couche glandulaire : l'une interne muqueuse, l'autre externe sous-muqueuse. Cette double couche n'existe pas chez le fœtus par suite de l'absence de la muscularis mucosæ. La couche externe l'emporte toujours comme importance sur la couche interne. Cette dernière est continue tandis que l'externe est cloisonnée par des faisceaux conjonctifs et des prolongements de la muscularis mucosæ. Quand la couche sous-muqueuse n'est plus continue, les amas glandulaires sont localisés dans les replis de la muqueuse (valvules conniventes).

La double couche s'étend plus loin chez l'enfant que chez l'adulte.

En dehors de l'importance que ces faits peuvent présenter, comme nous le verrons plus loin dans l'étude de la signification morphologique du duodénum, ils permettent d'expliquer la différence qui existe dans la configuration intérieure de la première et de la deuxième partie du duodénum, et éclairent particulièrement la morphogénèse des valvules conniventes.

Les valvules conniventes sont constituées par des replis

de la muqueuse et de la muscularis mucosæ qui entraînent avec elles en l'invaginant le stroma conjonctif sous-muqueux.

Ces plissements ne sont possibles et faciles qu'aux endroits où la muscularis mucosæ n'est pas traversée par les tubes glandulaires qui réunissent les deux couches continues. Par conséquent, dans la partie supérieure du duodénum, partout où les glandes de Brunner sont disposées en deux couches muqueuse et sous-muqueuse, il n'existera aucun plissement bien marqué. S'il en existe, ils seront larges et peu élevés ; au contraire dans la partie inférieure les plissements de la muqueuse seront bien développés, puisque rien ne s'opposera à ce que la muscularis mucosæ et le stroma conjonctif soient entraînés.

LIMITE SUPÉRIEURE DES GLANDES DE BRUNNER
PASSAGE DE L'ESTOMAC A L'INTESTIN

La disposition en deux couches séparées par la muscularis mucosæ est spéciale aux glandes de Brunner. Elle apparaît nettement au niveau du pylore ; d'un côté (celui de l'estomac), les glandes pyloriques sont toutes internes c'est-à-dire au-dessus de la muscularis mucosæ, et de l'autre côté (celui de l'intestin), les glandes sont réparties en deux couches.

Il semble donc possible, par ce caractère morphologique, d'établir une limite précise entre les glandes de l'estomac et celles de l'intestin et d'individualiser ainsi, en dehors même d'autres caractères, les deux sortes de glandes. Ce n'est pas l'avis des auteurs qui se sont occupés de cette région glandulaire.

La plupart admettent que les glandes pyloriques se

continuent par les glandes de Brunner sans ligne de démarcation bien nette, et vont même jusqu'à les identifier purement et simplement. Certains signalent entre l'estomac et l'intestin un petit amas lymphoïde (Kuczinski, Bœhm et Davidoff, Castellant), sans toutefois préciser sa situation.

Une étude de la région pylorique chez l'embryon permet, grâce à une disposition simplifiée du passage de l'estomac à l'intestin, d'interpréter la disposition apparemment complexe de l'adulte.

Embryons. — *Embryons de trois à quatre mois*. — Les ébauches des glandes pyloriques sont toutes situées au-dessus d'un épaississement du stroma (muscularis mucosæ) et sont représentées par de simples invagina-



Fig. 6. — Coupe longitudinale du duodénum d'un embryon de 3 à 4 mois (faible grossissement). Développement des glandes de Brunner et limite de l'estomac et du duodénum.

1, épithélium stomacal et ébauches des glandes pyloriques. — 2, épithélium intestinal et ébauches des glandes de Brunner. — 3, ampoule de Vater.

tions de l'épithélium stomacal. Au point le plus élevé de la saillie pylorique, l'épithélium intestinal se substitue à l'épithélium stomacal. Il existe là, une petite zone où l'épithélium intestinal ne s'invagine pas pour donner naissance aux ébauches glandulaires. Elles apparaissent seulement au niveau du versant intestinal de la saillie pylorique. Elles sont représentées par des tubes épithéliaux enfoncés profondément dans l'épaisseur du tissu conjonctif, et en rapport de continuité et de structure

avec des invaginations de l'épithélium intestinal. A ce stade, leur aspect rappelle celui des glandes de Lieberkühn, mais leur profondeur et leur répartition exclusive dans toute la partie supérieure du duodénum font penser qu'il s'agit des premières ébauches des glandes de Brunner (fig. 6).

Embryons de six mois. — Les ébauches des glandes pyloriques sont toujours simples et s'arrêtent au pylore. La zone tapissée d'épithélium intestinal sans invaginations glandulaires est très visible. La muscularis mucosæ de l'estomac se termine à hauteur du versant intestinal du pylore, au point où commencent les premières ébauches des glandes de Brunner. Celles-ci sont déjà très ramifiées et sont différenciées des glandes de Lieberkühn avec lesquelles elles communiquent. On note déjà un petit amas lymphoïde à quelques millimètres du pylore (fig. 7).

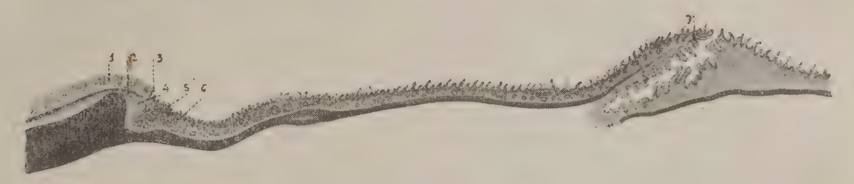


Fig. 7. — Coupe longitudinale du duodénum d'un embryon de 6 mois (faible grossissement). Développement des glandes de Brunner et limite de l'estomac et du duodénum.

1, épithélium stomacal et ébauches des glandes pyloriques. — 2, muscularis mucosae de l'estomac. — 3, épithélium intestinal. — 4, zone glandulaire. — 5, amas lymphoïde juxtapylorique. — 6, glandes de Brunner. — 7, ampoule de Vater.

Embryons de sept à huit mois. — Les glandes pyloriques sont bien développées et sont représentées par des tubes glandulaires disposés en une seule rangée au-dessus de la muscularis mucosæ. L'épithélium stomacal cesse brusquement et se continue par l'épithélium intestinal

au point le plus élevé de la saillie pylorique. L'épithélium intestinal présente à cet endroit quelques invaginations, en regard desquelles on ne trouve dans le stroma aucune ébauche de glandes de Brunner. Celles-ci forment immédiatement après cette zone glandulaire une couche épaisse qui s'étend jusqu'à la musculaire. La muscularis

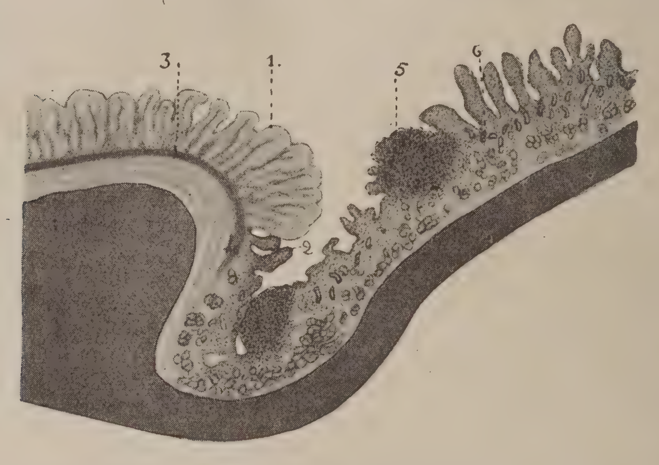


Fig. 8. — Coupe longitudinale de la région duodéno-pylorique d'un embryon de 7 à 8 mois. Limite de l'estomac et du duodénum. (Faible grossissement.)

1, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 2, épithélium intestinal et glandes de Brunner. — 3, muscularis mucosæ de l'estomac. — 4, zone glandulaire. — 5, amas lymphoïdes juxta-pyloriques. — 6, glandes de Lieberkühn.

mucosæ de l'estomac cesse là où commence l'épithélium intestinal (fig. 8). On trouve habituellement au niveau de l'angle formé par la paroi intestinale et le pylore, un amas lymphoïde très important qui envahit la muqueuse et la sous-muqueuse.

Fœtus à terme. — A la naissance, la disposition est sensiblement la même que celle décrite chez les fœtus de huit mois.

Enfant. — La limite entre l'estomac et le duodénum,

par conséquent entre les glandes pyloriques et les glandes de Brunner, prend très rapidement chez l'enfant l'aspect que nous décrivons plus loin chez l'adulte : la muscularis mucosæ de l'intestin apparaît et différencie les deux couches glandulaires muqueuse et sous-muqueuse. La zone aglandulaire notée dans les stades précédents au début de l'épithélium intestinal n'existe plus ; elle est remplacée par un petit amas lymphoïde situé dans la muqueuse.

En résumé, les ébauches des glandes de Brunner se font aux dépens d'invaginations de l'épithélium intestinal, qui pénètrent profondément dans le stroma conjonctif. Les ébauches des glandes pyloriques se font aux dépens d'invaginations de l'épithélium stomacal. Glandes pyloriques et glandes de Brunner sont séparées, au niveau du point le plus élevé de la saillie pylorique, par une petite zone aglandulaire dont l'épithélium de revêtement a les caractères de l'épithélium intestinal. Cette zone marquerait la limite entre l'estomac et le duodénum.

La muscularis mucosæ de l'estomac, préformée à celle de l'intestin, se termine en regard du point de passage des deux épithéliums (zone aglandulaire).

Adulte. — Dans la majorité des cas, le passage de l'estomac au duodénum se fait de la façon suivante :

Au niveau du versant intestinal du pylore, on trouve un petit amas lymphoïde très étroit et situé uniquement dans la muqueuse. En amont de cet amas c'est l'estomac, en aval c'est le duodénum. En effet, l'épithélium de revêtement a la structure de l'épithélium stomacal jusqu'à l'amas lymphoïde, et après lui, celle de l'épithélium intes-



Fig. 9. — Coupes longitudinales du duodénum de l'homme adulte (faible grossissement). — *a*, région duodéno-pylorique. Glandes de Brunner en deux couches. — *b*, région moyenne de la partie supérieure du duodénum. Glandes de Brunner en une seule couche. — *c*, région de l'ampoule de Vater. Glandes de Brunner en îlots au-dessus, disparition des glandes de Brunner en dessous, amas lymphoïdes. — *d*, région de la fin du duodénum. Valvule duodéno-jéjunale.

tinal, en regard duquel on trouve quelques glandes de Lieberkühn, mélangées aux premières glandes de Brunner de la couche muqueuse.

Les glandes pyloriques, toutes situées au-dessus de la muscularis mucosæ de l'estomac, s'arrêtent à l'amas lymphoïde ; la couche épaisse des glandes de Brunner apparaît ensuite, dissociée par la muscularis mucosæ.

Les muscularis mucosæ de l'estomac aboutit, immédiatement en amont de l'amas lymphoïde, à une sorte de nœud musculaire d'où partent des faisceaux qui se distribuent assez irrégulièrement dans la masse des glandes de Brunner.

Au début du duodénum, la distinction entre muqueuse et sous-muqueuse n'est pas toujours facile à faire, à cause de l'absence de continuité de la muscularis mucosæ.

Celle-ci n'apparaît en effet sous forme de lame régulière et continue qu'à une certaine distance du pylore, variable suivant les individus.

A l'endroit où la muqueuse et la sous-muqueuse sont nettement séparées par la muscularis mucosæ, on trouve un ou deux amas lymphoïdes, de plus grandes dimensions que celui qui marque la limite de l'estomac et de l'intestin ; ces amas juxta-pyloriques sont habituellement décrits et figurés par les auteurs (Böhm et Davidoff, Kuckzinski, Castellant), alors que le petit amas pylorique n'est jamais mentionné (fig. 9 *a*).

Cet amas lymphoïde, malgré ses petites dimensions, paraît avoir une signification anatomique indiscutable.

Toutes les formations situées en amont de lui sont stomacales :

L'épithélium de revêtement a les caractères de l'épithélium stomacal, les glandes sont toutes situées au-dessus

de la muscularis mucosæ : ce sont les glandes pyloriques.

Au contraire en aval de lui, les formations sont duodénales :

L'épithélium de revêtement prend les caractères de l'épithélium intestinal. Les glandes sont d'une part, les glandes de Brunner qui envahissent la sous-muqueuse et sont rapidement divisées en deux couches, muqueuse et surtout sous-muqueuse par la muscularis mucosæ de l'intestin plus mince que celle de l'estomac, d'autre part, les glandes de Lieberkühn déjà représentées par quelques éléments.

De plus, si l'on rapproche la disposition de l'adulte de celle de l'embryon, on constate que l'amas lymphoïde pylorique répond exactement à la zone où l'épithélium intestinal apparaît sans donner naissance à des ébauches glandulaires. Nous avons vu que cette petite zone établit chez l'embryon une démarcation très nette entre les glandes pyloriques (estomac) et les glandes de Brunner (duodénum).

STRUCTURE DES GLANDES DE BRUNNER

La *forme* des glandes de Brunner est complexe et a été interprétée de façons très différentes suivant les auteurs.

Les uns (Brunner, Middeldorpf, Kœlliker, Henle, Toldt, Gegenbaur, Verson, Sappey), les considèrent comme des glandes acineuses.

D'autres les décrivent comme glandes en tubes ramifiés analogues aux glandes pyloriques (Schlemmer, Heidenhain, Hirt, Bentkowski, Watney, Shenk, Ellenberger, Kuczinski, Renaut).

D'autres enfin, concilient les deux premières façons de

voir, en décrivant les glandes de Brunner comme des glandes acino-tubuleuses. Elles seraient pour eux le résultat de la « division de tubes présentant sur de nombreux points des renflements vésiculeux rappelant des acinis » (Schwalbe), Lydia de Witt, Castellant.

Je crois qu'il faut admettre que les glandes de Brunner sont, sous le rapport de la forme, analogues aux glandes pyloriques, mais d'une plus grande complexité, et qu'elles sont représentées par des tubes très divisés et pelotonnés terminés par des culs-de-sacs simples ; je leur conserverai le nom de « glandes tubuleuses composées ou conglomérées » (Renaut). Ces tubes sont surtout divisés dans la sous-muqueuse, où ils constituent des amas glandulaires séparés par des faisceaux de tissu conjonctif et des vaisseaux qui les rendent indépendants les uns des autres. Dans la muqueuse, ils sont moins ramifiés et moins dissociés par le conjonctif.

Les tubes collecteurs des glandes sous-muqueuses traversent la muscularis mucosæ et sont la plupart du temps communes aux deux couches glandulaires. Ils se jettent soit sur le côté, soit dans le fond des cryptes de Lieberkühn.

Dans le cours des pages précédentes, j'ai montré que les glandes de Brunner apparaissaient du troisième au quatrième mois de la vie intra-utérine, sous forme d'invaginations de l'épithélium intestinal. Ces invaginations conservent pendant quelque temps la structure générale de l'épithélium intestinal sur toute leur étendue. La plupart des cellules ont un aspect sombre, et l'on voit quelques cellules calciformes intercalées.

Du quatrième au cinquième mois, la partie profonde des invaginations devient plus claire et les cellules cal-

ciformes disparaissent. Au sixième mois, la différenciation est nette et permet de diviser l'invagination glandulaire en deux parties : une profonde claire qui constitue la couche des glandes de Brunner et une superficielle foncée avec cellules calciformes (glandes de Lieberkühn). A mesure que la partie profonde se ramifie et s'enfonce dans le conjonctif, la différenciation s'accentue.

Les auteurs considèrent habituellement les glandes de Brünner de l'adulte comme des glandes du type muqueux.

Un tube pris isolément, présente une lumière étroite limitée par des cellules cylindriques ou coniques, hautes à base externe. Le noyau est rejeté à la périphérie ; le protoplasma est finement réticulé et granuleux. Les cellules sont bordées extérieurement par une mince membrane conjonctive.

J'ai constaté que les cellules des glandes de la couche muqueuse sont de même forme que celles de la couche sous-muqueuse, mais elles sont plus petites et plus claires. Elles se rapprochent beaucoup des cellules pyloriques.

Entre les cellules claires, il existe quelques cellules plus foncées signalées par Stöhr et qu'il localise surtout dans les glandes de la couche sous-muqueuse. Pour la plupart des auteurs, ces cellules seraient les mêmes que celles décrites également par Stöhr dans les glandes pyloriques.

Or dans ces dernières années, Kauffmann M. a mis en évidence, dans un duodénum de supplicié, des cellules acidophiles en très grande quantité et localisées uniquement dans la couche sous-muqueuse des glandes de Brunner. Cet auteur pense que ces cellules sont différentes des cellules de Stöhr.

En 1906, Oppel montrait dans les glandes de Brunner, mais seulement dans celles de la sous-muqueuse, des cellules spéciales analogues aux cellules de Paneth et intercalées entre les cellules muqueuses. Ces cellules contiennent des granulations éosinophiles en grande quantité. Pour lui ce ne sont pas des cellules muqueuses, mais des « cellules spécifiques qui produisent probablement un ferment utile à la digestion. *Elles seraient le signe d'une adaptation morphologique nouvelle à une nouvelle fonction* ». Elles n'existent pas dans les glandes pyloriques.

D'autre part, j'ai vu sur des préparations de M. Masson des cellules argentaffines qu'il a mis en évidence dans les glandes de Brunner. Ces cellules sont en forme de coin à base périphérique, engagées entre deux cellules muqueuses. Elles se distinguent, des cellules argentaffines qu'il a décrites dans l'épithélium intestinal, par la finesse des granulations. Elles sont visibles uniquement dans les glandes de la couche sous-muqueuse ; il n'a pas réussi à retrouver des éléments analogues dans les glandes pyloriques.

Ces cellules peuvent être différentes des cellules d'Oppel, ou représenter les mêmes éléments mis en évidence par des méthodes différentes. La question est en suspens. Mais il est un fait certain, c'est que les unes et les autres caractérisent morphologiquement d'une manière indiscutable les glandes de Brunner de la couche sous-muqueuse.

On peut supposer avec Oppel, en ce qui concerne les cellules éosinophiles, qu'elles sécrètent un ferment spécial utile à la digestion ; mais d'autre part, les cellules argentaffines peuvent faire penser à l'existence d'un système glandulaire endocrine.

De cette étude sur les glandes de Brunner, il faut retenir les faits suivants :

Les glandes de Brunner prennent naissance, dans une zone intestinale comprise entre le pylore et l'ampoule de Vater, par invaginations de l'épithélium intestinal (du troisième au quatrième mois de la vie intra-utérine). Elles se compliquent de plus en plus pour être réparties en deux couches, une muqueuse et une sous-muqueuse qui paraissent, surtout la muqueuse, plus étendues chez l'enfant que chez l'adulte. Elles restent localisées chez l'adulte à la partie supérieure.

Le point où elles commencent répond au versant intestinal de la saillie musculaire du pylore.

Ce point est marqué : chez l'embryon, par la substitution brusque de l'épithélium intestinal à l'épithélium stomacal et par une zone aglandulaire plus ou moins étendue ; chez l'enfant et l'adulte, par la terminaison de la muscularis mucosæ de l'estomac (elle aboutit à une sorte de nœud musculaire, d'où partent des faisceaux qui vont pénétrer les premières glandes de Brunner), et par un petit amas lymphoïde, qui paraît se développer à la place des premières invaginations de l'épithélium intestinal (zone aglandulaire).

Les glandes de Brunner sont représentées primitivement, par de simples invaginations tubuleuses de l'épithélium intestinal qui se ramifient de plus en plus, pour arriver à une forme très complexe.

Les glandes pyloriques sont beaucoup plus simples.

Les glandes de Brunner sont déjà très ramifiées et profondes, alors que les glandes pyloriques sont encore représentées par des invaginations simples de l'épithélium stomacal.

Les glandes de Brunner sont des glandes tubuleuses composées du type muqueux. La paroi des tubes glandulaires est formée de cellules hautes cylindro-coniques à base externe, le noyau est rejeté à la périphérie, le protoplasma est réticulé, finement granuleux.

Les cellules sont plus petites, plus claires dans la couche muqueuse que dans la couche sous-muqueuse.

Il existe, dans la couche sous-muqueuse, des cellules intercalées éosinophiles (Oppel), argentaffines (Masson). Ces cellules n'existent pas dans les glandes pyloriques.

En dehors des modifications apportées par la présence des glandes de Brunner, on note des différences dans l'arrangement et la structure des parties constitutives de la paroi intestinale, suivant qu'on les envisage dans la partie supérieure ou dans la partie inférieure du duodénum.

Sans entrer dans des détails de structure, je vais indiquer l'aspect sous lequel se présentent dans l'une et l'autre partie : les villosités intestinales, l'épithélium de revêtement, les glandes de Lieberkühn, le tissu lymphoïde, la muscularis mucosæ, le stroma conjonctif et les couches musculaires.

Villosités intestinales. — On a vu plus haut, en étudiant la configuration intérieure du duodénum de l'adulte, que l'aspect de la muqueuse est plus grossier dans la partie supérieure que dans la partie inférieure. Ceci est dû à ce que les villosités intestinales sont plus larges et plus espacées dans l'une que dans l'autre.

A la coupe, cette différence apparaît d'une façon beaucoup plus nette. Le stroma de chaque villosité est plus

dense dans la partie supérieure, les cryptes épithéliaux moins profonds et moins nombreux (fig. 9 et 10).

Épithélium de revêtement. — Il est identique dans les deux parties du duodénum : il a partout la structure de l'épithélium intestinal.

Glandes de Lieberkühn. — Les glandes de Lieberkühn existent dans la partie supérieure du duodénum, mais elles sont moins abondantes que dans la partie inférieure. On note les premières dès que l'épithélium intestinal s'est substitué à l'épithélium stomacal.

Dans la partie supérieure, leur développement est lié à celui des glandes de Brunner en ce sens que, là où les glandes de Brunner sont très développées, les glandes de Lieberkühn sont peu abondantes.

Tissu lymphoïde. — Nous avons vu qu'il existe chez l'adulte, deux ou trois amas lymphoïdes dans le début du duodénum, au voisinage immédiat du pylore ; l'un d'eux est à la limite de l'estomac et de l'intestin, au point où l'épithélium de revêtement prend les caractères de l'épithélium intestinal. Il apparaît après la naissance, les autres étant déjà bien développés dès le septième mois de la vie intra-utérine. Ces amas juxta-pyloriques sont les seuls représentants du tissu lymphoïde fixe pour la partie supérieure du duodénum (fig. 9 et 10).

La partie inférieure du duodénum présente au contraire de nombreux amas lymphoïdes fixes, visibles à l'œil nu sous forme de petits grains qui soulèvent la muqueuse et qui sont répartis irrégulièrement depuis l'ampoule de Vater. On note leur présence à partir du sixième mois de

la vie intra-utérine, et du septième au huitième mois, ils sont très nombreux et relativement volumineux. Ils envahissent la muqueuse et parfois la sous-muqueuse. Leur importance est telle à cette époque qu'elle pourrait laisser croire à un processus pathologique. Cependant la constance de ces formations lymphoïdes, très développées à une période déterminée de l'évolution de l'embryon, et localisées exclusivement à la partie inférieure du duodénum, permet d'écarter cette dernière hypothèse et donne à penser qu'il s'agit là d'un processus normal lié à la physiologie embryonnaire encore mal connue.

Muscularis mucosæ. — La muscularis mucosæ est plus épaisse dans la partie supérieure du duodénum que dans la partie inférieure. D'abord irrégulièrement répartie entre les amas glandulaires juxta-pyloriques, elle constitue ensuite une couche presque continue, qui n'est interrompue que pour livrer passage aux parties des glandes de Brunner en connexion avec la muqueuse (fig. 9 et 10). Elle apparaît après la naissance et n'est pas mise en évidence chez le fœtus.

Stroma conjonctif. — Le stroma conjonctif est plus dense dans la partie supérieure que dans la partie inférieure.

Dans la partie supérieure, il est envahi par les glandes de Brunner et se dispose en faisceaux autour des amas glandulaires.

Les vaisseaux y sont plus nombreux que dans le stroma de la partie inférieure.

Musculaires. — Les deux couches musculaires (circulaire et longitudinale) sont elles-mêmes plus développées dans la partie supérieure du duodénum. Elles vont en s'amincissant du pylore à l'ampoule de Vater. Elles pré-

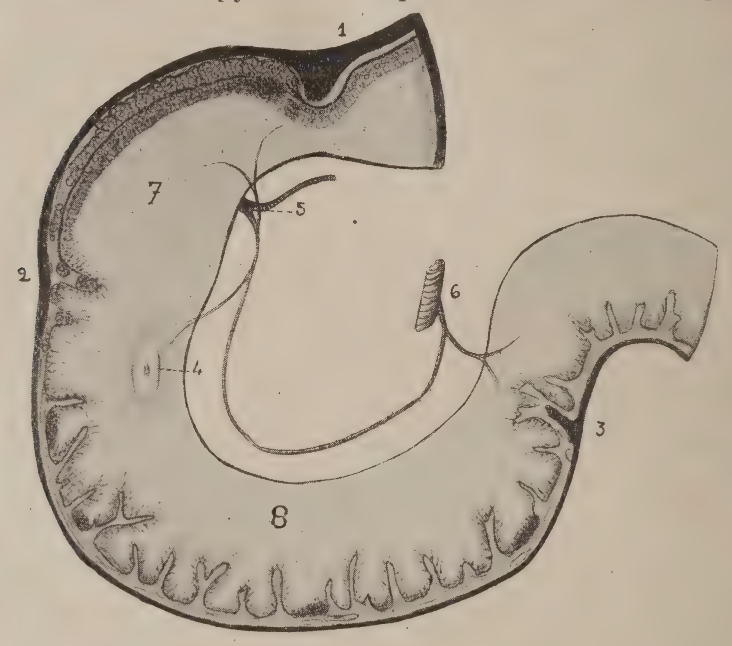


Fig. 10. — Demi-schématique représentant les caractères microscopiques et les caractères macroscopiques du duodénum de l'homme.

1, pylore. — 2, rétrécissement supra-vatérien. — 3, rétrécissement et valvule duodéno-jéjunale. — 4, ampoule de Vater. — 5, artère gastro-duodénale (hépatique) et branches duodénales supérieures. — 6, artère mésentérique supérieure et branches duodénales inférieures. — 7, partie supérieure du duodénum (glandes de Brunner, absence de valvules conniventes, villosités courtes). — 8, partie inférieure du duodénum (absence de glandes de Brunner, ampoule de Vater, valvules conniventes, villosités hautes, amas lymphoïdes).

sentent un épaisissement au niveau du rétrécissement supra-vatérien. Dans la partie inférieure, les deux couches musculaires sont de même épaisseur que celles du jéjunum ; au niveau du rétrécissement duodéno-jéjunal, elles s'épaisissent pour constituer la valvule (fig. 9 et 10).

CONCLUSIONS

Les données fournies par l'étude simultanée macroscopique et microscopique du duodénum de l'homme, chez l'adulte, l'enfant et le fœtus (à différents stades de la vie intra-utérine), permettent de diviser ce segment du tractus intestinal en deux parties.

Une partie supérieure comprise entre le pylore et le rétrécissement supra-vatérien.

Une partie inférieure comprise entre le rétrécissement supra-vatérien et la valvule duodéno-jéjunale.

Elles présentent les caractères suivants :

La partie supérieure est relativement courte : elle mesure le tiers environ de la longueur totale du duodénum. Elle est le plus souvent dilatée. Sa paroi est épaisse. Elle ne possède pas ou peu de valvules conniventes.

La vascularisation artérielle est assurée par des branches de l'artère hépatique, directement ou indirectement.

Elle renferme des glandes de Brunner qui sont distinctes des glandes pyloriques. Les villosités intestinales sont espacées, courtes et larges. Les glandes de Lieberkühn y sont d'autant plus rares que la couche des glandes de Brunner est plus importante. La muscularis mucosæ est englobée dans les glandes de Brunner.

Le stroma conjonctif est très dense et très vascularisé.

Les couches musculaires sont épaisses.

Le tissu lymphoïde est représenté uniquement par quelques petits amas situés au voisinage immédiat du pylore.

La partie inférieure est plus longue, elle mesure les deux tiers environ de la longueur totale du duodénum. La paroi est plus mince. Elle possède des valvules conniventes.

La vascularisation artérielle est assurée par des branches de l'artère mésentérique supérieure. Elle ne renferme pas de glandes de Brunner, mais reçoit les conduits pancréatique et biliaire. Les villosités intestinales sont minces hautes et serrées les unes contre les autres. Les glandes de Lieberkühn sont nombreuses. La muscularis mucosæ est plus mince que dans la partie supérieure. Le stroma conjonctif est moins dense. Les couches musculaires moins épaisses. Le tissu lymphoïde est représenté par de nombreux amas qui commencent au niveau de l'ampoule de Vater et qui sont visibles à l'œil nu, sous-forme de petits grains disposés irrégulièrement à la surface de la muqueuse.

Les deux parties sont également individualisées par le développement.

La partie supérieure comprend chez le tout jeune embryon (trois à quatre mois), presque toute la longueur du duodénum et ne s'accroît pour ainsi dire plus jusqu'à la naissance.

La partie inférieure au contraire, a primitivement une longueur très réduite et s'accroît considérablement jusqu'à la naissance. C'est uniquement au niveau de la première partie bien individualisée, que se font les premières ébauches des glandes de Brunner par invagination de l'épithélium intestinal [1].

1. Des recherches radiologiques récentes viennent encore confirmer cette division nouvelle du duodénum. Barjon, Holzknecht en particulier ont montré que la bouillie bismuthée, après sa sortie du pylore remplissait le début du duodénum et était arrêtée là pendant un temps difficilement appréciable. Le « bulbe » duodénal aurait pour Holzknecht une fonction motrice qu'il faut entendre dans un sens particulier. « Il brise la force vive de l'éjaculation de l'antre, agit comme une chambre de détente de la contraction péristaltique de l'antre, empêche que celle-ci lance le contenu stomacal loin dans e duodénum et donne la possibilité de mélanger le chyme avec la bile et le

suc pancréatique et de régler la progression du contenu d'après des lois propres ».

Certains auteurs allemands appellent cette partie le « nachmagen ». Limiter le rôle de ce segment du tube digestif à une action purement mécanique, c'est vouloir ne tenir aucun compte de sa structure différenciée par la présence des glandes de Brunner. La dénomination de « nachmagen par opposition au « vormagen » paraît injustifiée, bien que les faits qui nous ont permis de le séparer du reste du duodénum plaident en faveur de son rattachement à l'estomac : son aspect extérieur, l'absence de valvules conniventes, la vascularisation, la présence de glandes de Brunner qui sont considérées aujourd'hui par la majorité des auteurs comme étant morphologiquement et fonctionnellement identiques aux glandes pyloriques. Cette question sera reprise plus loin, mais d'ores et déjà le fait que l'épithélium de revêtement est constitué par l'épithélium intestinal et qu'il renferme des glandes de Lieberkühn propres à l'intestin, paraît suffisant pour nous permettre de le considérer comme un segment du duodénum. Ce segment serait différencié morphologiquement par les glandes de Brunner et le segment sous-jacent par l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire. Les deux parties du duodénum, bien individualisées aux différents stades du développement et de l'accroissement de l'individu, présentent néanmoins suivant le stade envisagé des variations dans leur longueur réciproque et dans la structure (en particulier couches glandulaires et tissu lymphoïde).

CHAPITRE II

LE DUODÉNUM DES MAMMIFÈRES AUTRES QUE L'HOMME[1]

Les documents sur l'anatomie comparée du duodénum sont dans l'ensemble assez incomplets.

L'étude de la forme de la configuration intérieure, de la vascularisation est à peine esquissée. Par contre le point d'abouchement des conduits pancréatique et biliaire est assez bien précisé. L'étude topographique et microscopique des glandes de Brunner a été faite par de nombreux auteurs, particulièrement pour les mammifères domestiques, mais avec la préoccupation constante, surtout dans ces dernières années, de tirer de cette étude des arguments en faveur de leur identification anatomique et fonctionnelle avec les glandes pyloriques. Avant de donner le résultat de mes recherches personnelles, je vais condenser dans un résumé succinct l'état actuel des connaissances sur la morphologie générale du duodénum des autres mammifères que l'homme.

J'envisagerai principalement dans ce résumé, la configuration extérieure et intérieure, l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire et la répartition des glandes de Brunner.

1. La plupart des matériaux utilisés pour ces recherches proviennent du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'histoire naturelle. Ces matériaux ont été le plus souvent étudiés sur place, grâce à l'extrême obligeance de MM. Anthony et Neuville que je suis heureux de remercier ici.

Configuration extérieure et intérieure. — On admet que le duodénum des mammifères est une anse comparable au duodénum de l'homme, parce que, comprise entre le pylore et l'angle duodéno-jéjunal, elle est relativement fixe et que, présentant des rapports plus ou moins étroits avec le foie et le pancréas, elle reçoit leurs conduits excréteurs.

Sa longueur est variable suivant les groupes et les espèces.

Son calibre serait celui du reste de l'intestin grêle, cependant les auteurs sont unanimes à admettre que chez la plupart des mammifères, sa partie initiale est dilatée (Cuvier, Ellenberger, Colin). Chez les herbivores (vache, cheval) Colin appelle cette dilatation « le vestibule ».

Ellenberger décrit chez certains animaux domestiques (vache, porc, cheval), un changement d'orientation qui déterminerait un coude au niveau de l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire.

Les auteurs ne donnent aucun détail sur la configuration intérieure du duodénum qui est envisagée avec celle de l'intestin grêle en général.

En ce qui concerne la vascularisation, on sait que le duodénum reçoit des artères de l'artère mésentérique supérieure et de l'artère hépatique sans beaucoup de précisions, même pour les animaux domestiques étudiés dans les traités d'anatomie des vétérinaires. (*Artères gastro-duodénales*, *pancréatico-duodénales et jéjunales*.)

Abouchement des conduits pancréatique et biliaire. — Les mammifères peuvent être divisés à ce point de vue en deux catégories : ceux dont les conduits s'abouchent au même niveau et ceux dont les conduits s'abouchent à

des niveaux différents. De tous les auteurs qui se sont occupés de la morphologie générale et comparée du duodénum des mammifères, Oppel paraît avoir tenu le plus grand compte du point d'abouchement des conduits.

Pour lui, « le conduit pancréatique rejoint le canal biliaire avant son entrée dans le duodénum chez les singes, les marsupiaux, les carnivores, le mouton, la chèvre, le chameau, le lama, le daim. L'abouchement commun dans le duodénum se trouve de 1 à 2 pouces du pylore chez les carnivores, à plusieurs pouces chez le lama et le daim. à un pied chez la chèvre et le mouton..., le conduit pancréatique est isolé du canal biliaire chez la plupart des rongeurs, chez la vache et le porc.» Il débouche toujours en dessous du canal biliaire qui lui est le plus souvent très près du pylore, chez la vache à 15 pouces du canal biliaire et à 3 pieds du pylore, chez le porc à 5 où 7 pouces du canal biliaire et à 6 ou 8 du pylore ; chez le lapin à 13 ou 14 pouces du pylore à l'extrémité d'une anse que forme le duodénum.

La plupart des mammifères ne possèdent qu'un seul conduit pancréatique. On trouve deux conduits pancréatiques dont l'un se réunit au conduit biliaire chez les solipèdes, chez l'éléphant, le castor et chez plusieurs carnivores (chien, hyène, chat).

Répartition des glandes de Brunner. — Le premier auteur qui ait cherché à donner une idée comparative de l'étendue des glandes de Brunner est Kuczinski. Il divise à ce sujet les mammifères en trois catégories :

1re *catégorie* comprenant ceux chez lesquels les glandes de Brunner sont très étendues (cheval, vache, porc, cobaye).

2e *catégorie* comprenant ceux chez lesquels les glandes

de Brunner sont moyennement étendues (rat, souris, homme).

3e *catégorie* comprenant ceux chez lesquels elles sont peu étendues (chien, chat, fouine).

Cette façon de voir, si elle eut été complètement exacte, pouvait avoir une certaine importance au point de vue de la signification morphologique et fonctionnelle des glandes de Brunner et partant du duodénum, car elle correspond assez bien à la classification générale des mammifères d'après le régime alimentaire : la première catégorie comprenant des herbivores, la deuxième des omnivores, la troisième des carnivores.

D'abord cette division n'est pas exacte ; de plus, comme l'étude des glandes de Brunner le montrera, la donnée seule de leur étendue n'est pas suffisante pour juger de leur valeur morphologique et fonctionnelle. Il faut tenir compte également de l'épaisseur des couches et de la structure des éléments glandulaires, l'une et l'autre très variables suivant les espèces.

Oppel semble s'être attaché à exprimer le rapport qui peut exister entre l'étendue des glandes de Brunner et l'abouchement du conduit biliaire (il ne parle pas du conduit pancréatique). Il montre que chez les marsupiaux et les monotrèmes, les glandes de Brunner s'étendent très peu en-dessous pylore et ne dépassant jamais l'embouchure du conduit biliaire.

« Chez les mammifères supérieurs, dit-il, les glandes de Brunner ne vont pas jusqu'à l'embouchure du conduit biliaire. Cela se produit chez un grand nombre de mammifères mais pas chez tous. Chez ces animaux nous pouvons partager le duodénum en deux parties. La première partie est située entre l'estomac et le conduit

de la bile, la deuxième répond au reste. La première partie seulement contient des glandes de Brunner : ainsi sont les carnivores, quelques cheiroptères et quelques rongeurs. Je crois fermement à cette disposition chez le chien, le renard, la fouine, le chat, le hérisson, la chauve-souris. Il n'en est pas toujours ainsi. Chez beaucoup de mammifères les glandes descendent plus ou moins bas en dessous de l'abouchement du conduit biliaire. Exemple : le cheval, le bœuf, le porc, le lapin, l'écureuil, l'homme... » Il ajoute. « A ce sujet il n'existe que quelques constatations d'auteurs. La plupart des matériaux concernant les glandes de Brunner sont dispersés ».

De plus les opinions sont très variables suivant les auteurs. Pour ne citer qu'un exemple, Colin et Kuczinski trouvent que les glandes de Brunner s'étendent chez le porc sur une longueur de 1 à 4 mètres, tandis que Foster et Langley les font descendre à une courte distance du pylore.

Oppel abandonna pour les mammifères en général, l'idée qu'il avait eu d'établir un rapport entre l'étendue des glandes de Brunner et l'abouchement du conduit biliaire, en étudiant le duodénum des mammifères inférieurs en particulier celui des marsupiaux et des monotrèmes. Il lui manquait des données précises, mais surtout comme nous le verrons plus loin, le véritable rapport à envisager n'était pas celui qui pouvait exister avec le conduit de la bile, mais bien avec le canal pancréatique. Or dans toutes ses recherches, Oppel ne tient aucun compte de la hauteur d'abouchement différente des deux conduits qui existe chez certains mammifères.

Dans la suite, les auteurs s'en rapportent habituellement aux opinions émises plus haut, sans rien y ajouter.

D'ailleurs la plupart laissent complètement de côté la morphologie générale du duodénum. Ils étudient surtout la situation des glandes, par rapport à la muqueuse et à la sous-muqueuse, leur forme, leur structure, ramenant tout à la question de l'identification des glandes de Brunner et des glandes pyloriques (Castellant, Anile, Deimler, etc.).

RECHERCHES PERSONNELLES CHEZ LES MAMMIFÈRES AUTRES QUE L'HOMME

J'ai suivi pour ces recherches le même plan que pour celles de l'homme, c'est-à-dire que j'ai étudié les caractères macroscopiques et microscopiques. J'ai précisé pour chaque espèce, chaque fois que la chose m'a été possible, la forme du duodénum, ses limites, sa vascularisation, sa configuration intérieure, sa structure.

J'ai cherché à mettre en évidence les rapports entre les caractères macroscopiques et microscopiques, en tenant compte particulièrement de celui qui peut exister entre la répartition topographique des glandes de Brunner et l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire.

On comprendra aisément, pourquoi je n'ai pas suivi exclusivement un ordre basé sur la classification zoologique ou sur le régime alimentaire, et pourquoi au contraire, j'ai adopté un ordre particulier basé sur le point d'abouchement des conduits pancréatique et biliaire.

Dans la classe des ruminants par exemple : pour la chèvre et le mouton, les conduits s'abouchent au même niveau, et pour le bœuf, ils s'abouchent à des niveaux différents ; ou bien, on trouve parmi les rongeurs, le rat (omnivore) se présentant avec des conduits qui s'abouchent ensemble relativement près du pylore, et le lapin

(herbivore) dont le conduit biliaire est tout près du pylore, tandis que le conduit pancréatique est à 30 centimètres plus loin, c'est-à-dire à la fin de l'anse duodénale.

Je diviserai donc les mammifères en deux grandes catégories.

Première catégorie comprenant ceux dont les conduits pancréatique et biliaire, s'abouchent au même niveau réunis ou séparés.

Deuxième catégorie comprenant ceux chez lesquels les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent à des niveaux différents.

La première catégorie est la plus importante, elle englobe presque tous les mammifères, alors que la deuxième n'est représentée que par un nombre très restreint d'espèces.

MAMMIFÈRES DE LA PREMIÈRE CATÉGORIE

Mes recherches ont porté sur les singes, les insectivores, les carnassiers, les rongeurs, les ongulés : artiodactyles (ruminants) et périssodactyles.

SINGES

Les singes dont j'ai étudié le duodénum sont : Cebus flavescens *Gray* (2), Cercopithecus callitrichus *F. buv.* (3), Cercopithecus mona *Schreb.* (1), Macacus rhesus *L.* (1) et cynomolgus *Aud.* (2) [1].

1. Ces animaux sont inscrits sur le registre des Collections du laboratoire d'Anatomie comparée sous les n^{os} suivants :
Cebus flavescens 1912-58 et 1912-388.
Cercopithecus callitrichus 1911-132, 1912-145 et 1912-345.
Cercopithecus mona 1912-66.
Macacus rhesus 1911-186.
Macacus cynomolgus 1912-51 et 1912-97.

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Le duodénum de ces singes présente dans l'ensemble des caractères macroscopiques identiques, aussi pour éviter des redites, je vais décrire un type général, en signalant les particularités pour chacun d'entre eux.

Le duodénum forme une anse limitée en haut par le pylore, en bas par le rétrécissement duodéno-jéjunal (les

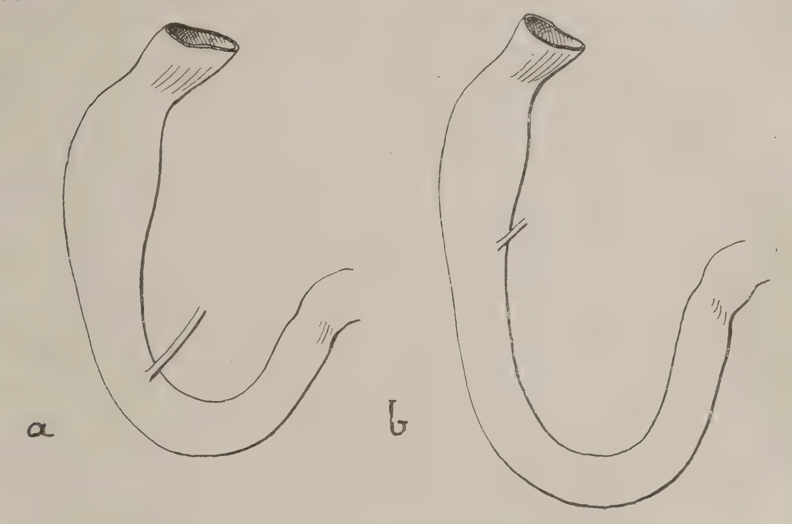


Fig. 11. — Configuration extérieure du duonénum de singes : *a*) Cercopithecus mona ; *b*) Cebus flavescens.

singes étudiés ne possèdent pas de valvule duodéno-jéjunale), soudée à la paroi abdominale postérieure. Cette anse est divisée en deux parties : une supérieure dilatée, une inférieure du calibre de l'intestin grêle, par un rétrécissement situé à quelques millimètres au-dessus de l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire. Ce dernier est marqué intérieurement par une petite saillie qui siège sur la partie verticalement descendante de

l'anse le plus souvent à égale distance du pylore et de la fin du duodénum.

Chez le Cebus, l'anse duodénale est plus grande que, chez les autres singes, et l'abouchement est plus rapproché du pylore, ce qui entraîne une disproportion très marquée entre la longueur de la partie supérieure et celle de la partie inférieure. Le duodénum du Cebus ressemble beaucoup à celui d'un rongeur (fig. 11).

Il n'existe pas de différences bien appréciables dans l'aspect macroscopique des muqueuses de la partie supérieure et de la partie inférieure. Chez les Macacus on trouve des plis transversaux (ébauches de valvules conniventes) uniquement en dessous du rétrécissement.

Il ne nous a pas été possible d'étudier la vascularisation.

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Disposition générale des glandes de Brunner. — Les glandes de Brunner ne dépassent pas l'abouchement des conduits. Cependant chez le Macacus rhésus, quelques éléments isolés atteignent la fin du duodénum. Elles sont toutes sous-muqueuses séparées de la muqueuse par une muscularis mucosæ très épaisse, surtout dans la partie supérieure.

Elles commencent au niveau du pylore par une couche continue d'amas glandulaires, serrés les uns contre les autres et qui s'espacent au voisinage du rétrécissement.

Ces amas ne semblent pas communiquer les uns avec les autres ; ils sont séparés par des tractus conjonctifs et après avoir traversé la muscularis mucosæ, ils débouchent dans les glandes de Lieberkühn.

Chez le Cebus, la disposition générale des glandes de

Brünner rappelle assez bien celle des rongeurs comme le rat ou des insectivores comme le hérisson (fig. 13).

La limite entre l'estomac et l'intestin est bien marquée. L'épithélium intestinal se substitue brusquement

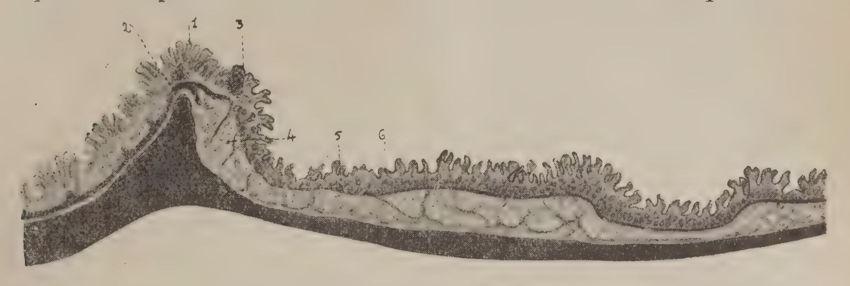


Fig. 12. — Coupe longitudinale de la région duodéno-pylorique chez Cercopithecus mona (faible grossissement). Limite de l'estomac et du duodénum. Disposition des glandes de Brunner.

1, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 2, muscularis mucosæ de l'estomac. — 3, épithélium intestinal et amas lymphoïde. — 4, glandes de Brunner. — 5, muscularis mucosæ de l'intestin. — 6, glandes de Lieberkühn.

à l'épithélium stomacal en regard du versant intestinal de la saillie pylorique. Le plus souvent, un petit amas

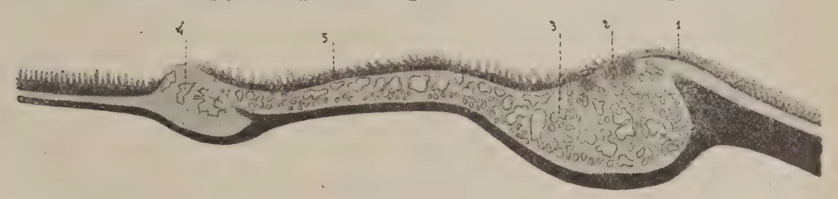


Fig. 13. — Coupe longitudinale du duodénum de Cebus flavescens (faible grossissement). Limite de l'estomac et du duodénum. Disposition et étendue des glandes de Brunner.

1, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 2, épithélium intestinal et amas lymphoïdes juxta-pyloriques. — 3, glandes de Brunner. — 4, ampoule de Vater. — 5, muscularis mucosæ de l'intestin.

lymphoïde sépare en ce point les glandes pyloriques des glandes de Brunner.

La muscularis mucosæ de l'estomac qui servait de limite externe aux glandes pyloriques sépare les glandes

de Brünner de la muqueuse intestinale. Cette dernière renferme immédiatement après l'amas lymphoïde des glandes de Lieberkühn (fig. 12 et 13).

Structure des glandes de Brunner. — Chez tous ces singes, les glandes de Brünner sont complexes et chaque amas glandulaire est constitué par une série de tubes très ramifiés et pelotonnés, dont le calibre et la structure sont variables suivant les espèces.

Pour certains (Macacus rhesus et Cercopithecus mona), les tubes sont relativement petits et formés de cellules coniques qui limitent une lumière étroite : le noyau est rejeté à la périphérie, le protoplasme est finement réticulé et granuleux. Les tubes de Macacus cynomolgus et de Cercopithecus callitrichus sont plus grands, les cellules sont cylindriques et le protoplasme paraît plus granuleux surtout à la base. Chez le Cebus les cellules sont identiques mais les tubes sont encore plus dilatés.

Les glandes pyloriques sont toujours beaucoup plus simples, elles sont constituées par des tubes peu ramifiés et situés exclusivement dans la muqueuse. De calibre plus petit que celui des glandes de Brunner, ces tubes sont formés de cellules dont le protoplasme paraît moins granuleux.

Les glandes de Lieberkühn sont peu nombreuses dans la partie supérieure du duodénum, elles sont simples et il semble que leur importance soit en raison inverse de celle des glandes de Brunner. Dans la partie inférieure elles sont plus ramifiées.

Toutes les couches (*muscularis mucosæ*, *stroma conjonctif*, *musculeuse*) sont plus développées dans la partie

supérieure, surtout au voisinage du pylore, que dans la partie inférieure.

Les villosités intestinales sont moins hautes et plus larges dans la partie supérieure que dans la partie inférieure.

Le tissu lymphoïde fixe n'est représenté dans la partie supérieure que par le petit amas situé à la limite de l'estomac et de l'intestin. Il existe par contre autour de l'ampoule de Vater et sur toute la longueur de la partie inférieure, des amas d'importance et de nombre variables suivant les individus. Certains d'entre eux envahissent la sous-muqueuse.

En résumé le duodénum des singes que j'ai examinés a la forme d'une anse dont la partie initiale est dilatée et séparée de la partie inférieure par un rétrécissement situé au-dessus de l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire. La partie supérieure renferme des glandes de Brunner, tandis que la partie inférieure n'en renferme pas ou peu, mais reçoit les conduits pancréatique et biliaire.

INSECTIVORES. HÉRISSON (ERINACEUS EUROPŒUS)

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Le duodénum a la forme d'une anse d'une longueur totale de 5 à 6 centimètres, comprise entre le pylore et l'angle duodéno-jéjunal. Les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent ensemble au tiers inférieur de la branche

descendante de l'anse, c'est-à-dire à 1 centimètre et demi à 2 centimètres environ du pylore.

La partie sus-jacente à cet abouchement est dilatée, la partie sous-jacente a le calibre général du reste de l'intestin grêle avec un léger rétrécissement avant l'angle duodéno-jéjunal (limite inférieure). La paroi de la partie supérieure est plus épaisse que celle de la partie inférieure.

La vascularisation n'a pas été étudiée.

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Les glandes de Brunner sont localisées à la partie supérieure du duodénum. Les auteurs qui les ont étudiées (Oppel, Carlier), les représentent comme un anneau qui ferait saillie dans l'intestin immédiatement au-dessous du pylore ; mais en réalité elles forment d'abord une masse compacte et épaisse, logée dans l'angle du pylore et de la musculaire intestinale, qui diminue insensiblement et disparaît à 1 centimètre en dessous du pylore, sans jamais atteindre l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire (fig. 14).

La limite entre l'estomac et l'intestin est marquée par le passage brusque de l'épithélium stomacal dans l'épithélium intestinal. Ce point est juste en regard du versant intestinal du muscle pylorique. Il existe là un amas lymphoïde volumineux qui envahit la muqueuse intestinale sur une assez grande étendue.

C'est là également que commencent les premières glandes de Brunner. Elles sont immédiatement sous-muqueuses et constituent une masse importante, cloi-

sonnée par les premiers faisceaux de la muscularis mucosæ de l'intestin. Un de ces faisceaux les sépare de la face profonde de l'amas lymphoïde. La muscularis mucosæ de l'estomac se termine par un nœud musculaire situé au niveau du point de passage des deux épithéliums de revêtement. C'est de ce nœud musculaire, que



Fig. 14. — Coupe longitudinale du duodénum de Hérisson (Erinaceus europeus), faible grossissement. Limite de l'estomac et de l'intestin. Disposition et étendue des glandes de Brunner.

1, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 2, muscularis mucosæ de l'estomac. — 3, épithélium intestinal. — 4, glandes de Brunner. — 5, muscularis mucosæ de l'intestin. — 6, ampoule de Vater.

partent les faisceaux qui représentent la muscularis mucosæ de l'intestin.

Les glandes pyloriques diminuent d'importance avant d'atteindre le point de passage des deux épithéliums. Elles sont situées dans la muqueuse et ne dépassent jamais la muscularis mucosæ.

Structure des glandes de Brunner. — La couche des glandes de Brunner est formée de nombreux amas séparés les uns des autres par des faisceaux conjonctifs et musculaires. Chaque amas résulte de la ramification et du pelotonnement de tubes glandulaires plus compliqués et plus gros que les tubes pyloriques (fig. 14).

Les cellules sont différentes (Oppel). Celles des glandes de Brunner sont hautes avec le noyau rejeté à la périphérie ; le protoplasme est réticulé et contient des granulations localisées surtout à la base, tandis que les cel-

lules des glandes pyloriques sont plus petites et plus claires.

Les glandes de Lieberkühn sont plus courtes, moins ramifiées dans la partie supérieure du duodénum que dans la partie inférieure (fait déjà signalé par Oppel).

La muscularis mucosæ est plus développée dans la partie supérieure.

Le tissu lymphoïde fixe est représenté, au-dessous de l'ampoule de Vater, par plusieurs amas situés dans la muqueuse qui s'échelonnent jusqu'à la fin du duodénum, tandis que dans la partie supérieure on ne rencontre que l'amas juxta-pylorique.

Les couches musculaires, très épaisses au voisinage du pylore, diminuent à mesure qu'on se rapproche de l'ampoule de Vater.

RONGEURS OMNIVORES : RAT (MUS DECUMANUS) *Pall.*

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Le duodénum du rat est très développé proportionnellement à la taille. Il a une longueur de 6 à 7 centimètres. Il affecte la forme d'une anse dont la partie descendante est beaucoup plus longue que la partie ascendante.

Les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent dans le tiers moyen de la partie descendante de l'anse, c'est-à-dire à 2 centimètres du pylore environ.

Au-dessus de l'abouchement, le duodénum est dilaté, tandis qu'il présente à peu près le calibre du grêle dans

le reste de son étendue, sauf avant l'angle duodéno-jéjunal où l'on rencontre un rétrécissement (limite inférieure du duodénum). La muqueuse ne présente aucun plissement. Elle est hérissée de saillies très fines qui sont les villosités intestinales apparemment identiques dans les deux parties du duodénum.

La vascularisation artérielle est assurée par deux artères dépendant de territoires différents.

1° *L'artère duodénale droite* ou supérieure, qui vient de l'hépatique, aborde la partie supérieure du duodénum et s'y divise en deux rameaux, un supérieur qui remonte vers le pylore, et un inférieur qui descend en se ramifiant sur le duodénum, jusqu'à l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire, et s'anastomose avec une branche de l'artère mésentérique supérieure.

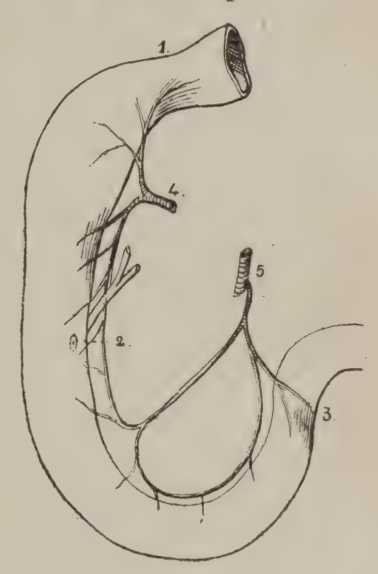


Fig. 15. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum de Rat (Mus decumanus).

1, pylore. — 2, abouchements des conduits pancréatique et biliaire. — 3, rétrécissement duodéno-jéjunal. — 4, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 5, artères mésentérique supérieure et duodénales inférieures.

2° *L'artère duodénale gauche* ou inférieure, qui prend naissance sur l'artère mésentérique supérieure, donne un rameau pour la fin du duodénum, traverse ensuite le méso-duodénum en se dirigeant obliquement vers le sommet de l'anse duodénale, et se divise en deux branches, dont l'une va s'anastomoser avec

le rameau inférieur de l'artère duodénale droite et l'autre se ramifie sur la partie ascendante terminale de l'anse duodénale (fig. 15).

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Les glandes de Brunner n'existent que dans la partie supérieure du duodénum. Elles figurent dans leur ensemble sur une coupe longitudinale, une grosse virgule dont la tête serait logée dans une dépression creu-



Fig. 16. — Coupe longitudinale du duodénum de Rat (Mus decumanus), faible grossissement. Limite de l'estomac et du duodénum. Disposition et étendue des glandes de Brunner.

1, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 2, muscularis mucosæ de l'estomac. — 3, épithélium intestinal. — 4, glandes de Brunner. — 5, glandes de Lieberkühn. — 6. muscularis mucosæ de l'intestin.

sée au flanc intestinal de l'éperon pylorique ; la queue se prolongerait par une couche d'abord continue, dont les éléments s'espaceraient ensuite pour disparaître finalement à mi-chemin du pylore et de l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire. Toutes les glandes de Brünner paraissent ici sous-muqueuses (fig. 16).

La limite microscopique entre l'estomac et l'intestin est d'une grande netteté.

Le changement de nature de l'épithélium de revêtement se fait brusquement, un peu au delà du versant musculaire intestinal du pylore. La muscularis mucosæ de l'intestin se divise là en de nombreux faisceaux qui vont pénétrer les glandes de Brunner, et dont l'un superficiel passe entre les glande et la muqueuse.

Les glandes pyloriques toutes situées dans la muqueuse, diminuent de nombre au voisinage du pylore.

La structure des deux sortes de glandes est très différente. Tous les auteurs qui les ont étudiées l'admettent (Kuczinski, Watney, Castellant, etc.).

Les tubes des glandes de Brunner sont très ramifiés, alors que les glandes pyloriques sont simples.

Pour les glandes de Brunner, ils sont constitués de cellules dans lesquelles on peut distinguer deux parties : une basale foncée où se trouve le noyau et une apicale claire dans laquelle Castellant a mis en évidence un réseau protoplasmique très ténu. Les cellules des glandes pyloriques sont plus petites, et uniformément claires.

Castellant a étudié chez le rat les modifications cellulaires des glandes de Brunner aux différents stades de la digestion. Les figures qu'il en donne montrent que les caractères généraux de la cellule restent les mêmes. Il existe toujours une zone basale foncée et une zone apicale claire dont l'étendue réciproque seule varie. Les cellules pyloriques sont toujours claires.

Les glandes de Lieberkühn sont bien développées même dans la partie supérieure du duodénum. Les premières apparaissent aussitôt après le changement de nature de l'épithélium de revêtement. Elles se mélangent

intimement au niveau de la muscularis mucosæ avec les glandes de Brunner. On rencontre là des tubes glandulaires constitués par parties égales d'éléments de glandes de Lieberkühn et d'éléments de glandes de Brunner.

Tissu lymphoïde. — Je n'ai trouvé chez le rat aucune formation lymphoïde fixe juxta-pylorique. Dans la partie inférieure du duodénum, les amas lymphoïdes sont nombreux et bien développés.

La muscularis mucosæ et les couches musculaires sont plus épaisses dans la partie supérieure du duodénum que dans la partie inférieure.

CARNASSIERS : CHAT (FELIS DOMESTICA) *Briss.*, PANTHÈRE (FELIS PARDUS) *L.*, LION (FELIS LEO) *L.*, CHIEN (CANIS FAMILIARIS) *L.*, MARTE FOUINE (MUSTELA MARTES) *L.*, OURS (URSUS ARCTOS) *L.* [1].

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure. — Le duodénum présente chez tous ces animaux une forme à peu près identique. C'est une anse longue (la portion descendante plus grande que l'ascendante), comprise entre le pylore et un rétrécissement siégeant avant l'angle duodéno-jéjunal. Appliquée dans le flanc droit, elle est surtout fixée par le pylore, le conduit biliaire et l'angle duodéno-jéjunal.

Dans sa portion initiale, il est plus ou moins dilaté suivant les espèces. Son calibre diminue insensiblement pour garder celui du reste de l'intestin grêle (fig. 17 et 18).

1. Ces animaux sont inscrits sur le registre des Collections du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum sous les numéros suivants : Panthère (Felis pardus) 1911-285. Lion (Felis leo) 1911-328. Marte (Mustela martes) 1911-131. Ours (Ursus arctos) 1912-109.

Les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent séparément, mais au même niveau immédiatement après la partie dilatée. Il peut exister des conduits pancréatiques accessoires qui débouchent toujours au-dessous du conduit principal (chien).

Oppel admet que chez les carnassiers, l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire se fait de 1 pouce et demi à 2 pouces, du pylore, mais en réalité, il existe de grandes variations suivant les espèces et suivant la taille des individus d'une même espèce.

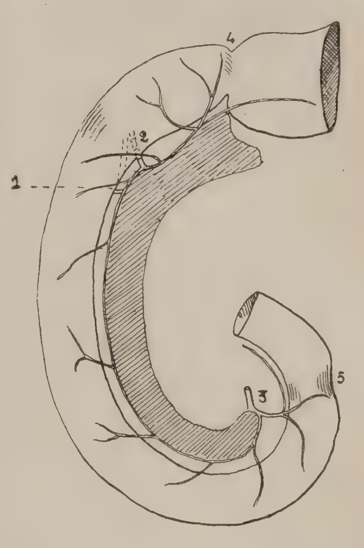


Fig. 17. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum de chat.

1, niveau d'abouchement des conduits pancréatique et biliaire. — 2, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 3, artère mésentérique supérieure et artères duodénales inférieures. — 4, pylore. — 5, rétrécissement duodéno-jéjunal

Chez un chien moyen, il se fait de 5 à 7 centimètres du pylore, chez le chat à 4 centimètres, chez la marte à 2 centimètres et demi, chez le lion et l'ours à 12 centimètres, chez la panthère à 10 centimètres. Ces distances variables de l'abouchement, entraînent des variations dans la longueur de la partie supérieure du duodénum, qui reste toujours plus petite que la partie inférieure et représente le 1/4 environ de la longueur totale de l'anse duodénale. La musculature surtout au niveau de la partie supérieure est plus développée que celle des autres mammifères (sauf le cheval).

La configuration intérieure n'est pas uniforme sur toute la longueur de l'anse duodénale. Au voisinage du pylore, la muqueuse est lisse, sur une étendue réduite chez l'ours, la panthère, le lion, moyenne chez le chien, très marquée chez la martre et surtout chez le chat où elle atteint 1 centimètre. Les villosités sont ensuite petites dans toute la partie supérieure, tandis qu'elles sont plus hautes et mieux développées dans la partie inférieure où on note à l'œil nu la présence d'amas lymphoïdes particulièrement visibles chez le chien.

La vascularisation est assurée par les artères duodénales droite et gauche.

L'artère duodénale droite naît de l'artère hépatique un peu au-dessus du conduit biliaire, se bifurque, en une branche ascendante qui va vers le pylore en se distribuant à la partie supérieure du duodénum, et une branche descendante qui croise les conduits abandonne des rameaux importants pour la région de leur abouchement, irrigue le début de la partie inférieure et s'anastomose avec une branche de l'*artère duodénale gauche*.

Cette dernière issue de l'artère mésentérique supérieure varie dans sa disposition suivant les espèces. Chez le chat et les félins d'une façon générale, elle donne une première branche qui se rend au rétrécissement duodéno-jéjunal et à la partie initiale du jéjunum, et une qui longe et irrigue la partie terminale de l'anse duodénale. Le pancréas est adhérent à la concavité du duodénum et est irrigué en grande partie par des branches des artères duodénales (fig. 17).

Chez le chien, elle donne après sa naissance sur l'artère mésentérique supérieure deux branches : l'une se

dirige vers la fin du duodénum, abandonne un rameau à la région du rétrécissement duodéno-jéjunal et longe en s'y distribuant la partie ascendante de l'anse duodénale, l'autre croise obliquement de gauche à droite et de haut en bas le

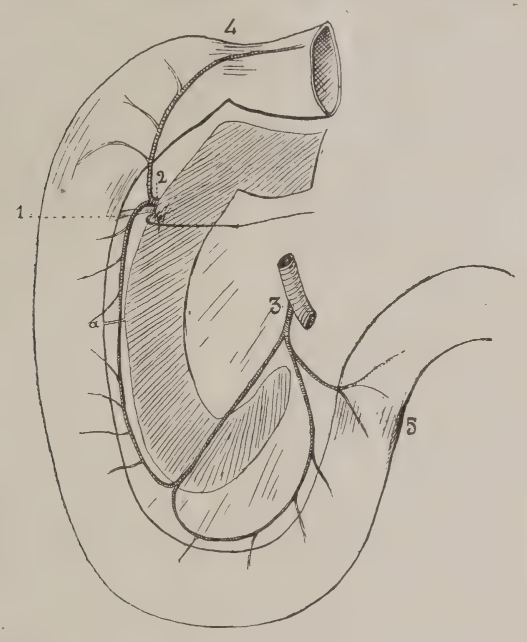


Fig. 18. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum de chien.

Mêmes explications que pour la figure précédente. — *a*, canal pancréatique accessoire. — A rapprocher la disposition artérielle de celle du rat, figure 15.

pancréas, et en abordant le duodénum se divise en deux rameaux : un ascendant qui va s'anastomoser avec l'artère duodénale droite et un descendant qui s'anastomose avec l'artère de la portion terminale du duodénum (fig. 18).

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Les glandes de Brunner ne dépassent jamais le point d'abouchement des conduits pancréatique et biliaire.

Chez le chien, le chat et la marte, elles s'étendent sur les deux tiers de la partie supérieure du duodénum ; chez le lion, la panthère et l'ours, elles vont jusqu'à l'abouchement des conduits.

Elles constituent dès leur origine, une couche continue sous-muqueuse, formée d'amas glandulaires séparés par des faisceaux puissants de tissu conjonctif. Leurs conduits excréteurs traversent la muscularis mucosæ pour se jeter dans les cryptes de Lieberkühn.

La limite entre l'estomac et l'intestin n'est pas à première vue aussi nette que chez les autres mammifères.

Il existe chez la marte, le chien et surtout chez le chat au delà du pylore, une zone où la muqueuse présente tous les caractères microscopiques de l'estomac. L'épithélium de revêtement est l'épithélium stomacal, la muscularis mucosæ limite extérieurement une couche de glandes qui ressemblent aux glandes pyloriques ; on n'y rencontre pas de glandes de Lieberkühn. Cette zone mesure plus de 1 centimètre chez le chat ; elle s'étend jusqu'à un amas lymphoïde qui envahit la muqueuse et la sous-muqueuse. Au delà de cet amas dont les dimensions sont très variables, l'épithélium de revêtement est intestinal, les glandes de Brunner apparaissent avec tous leurs caractères, séparées de la muqueuse par la muscularis mucosæ plus épaisse que celle de l'estomac. On trouve les premières cryptes de Lieberkühn (fig. 19).

Chez les autres carnassiers (lion, panthère, ours) la fixation n'avait pas été suffisante pour permettre une étude détaillée et exacte de cette région.

Kuczinski et surtout Deimler se sont appuyés sur la présence de l'épithélium stomacal dans une zone apparem-

ment intestinale, pour soutenir qu'il n'existe pas de limites microscopiques nettes entre l'estomac et l'intestin, particulièrement entre les glandes pyloriques les glandes de Brunner. En réalité, comme la description donnée plus haut le démontre, cette limite est marquée avec autant

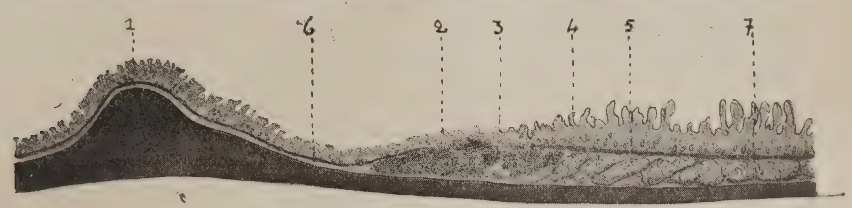


Fig. 19. — Coupe longitudinale de la région duodéno-pylorique du chat (faible grossissement). Limite de l'estomac et de l'intestin. Disposition des glandes de Brunner.

1, pylore musculaire. — 2, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 3, amas lymphoïde juxta-pylorique. — 4, épithélium intestinal et glandes de Lieberkühn. — 5, glandes de Brunner. — 6, muscularis mucosæ de l'estomac. — 7, muscularis mucosæ de l'intestin.

de précision chez les carnassiers que chez les autres mammifères. Elle est simplement déplacée vers l'intestin et ne correspond pas exactement à la saillie pylorique (fig. 19 et 20).

La structure et l'arrangement des glandes de Brunner ne laissent subsister aucun doute. Elles existent au point de passage des deux épithéliums de revêtement immédiatement après l'amas lymphoïde. Elles apparaissent uniquement dans la sous-muqueuse, plus grosses plus complexes que les glandes pyloriques qui sont, elles, localisées à la muqueuse. Les tubes glandulaires de Brünner ont une lumière plus large que les pyloriques. Les cellules, cylindriques, présentent un noyau rejeté à la périphérie, le protoplasme est finement réticulé, plus granuleux que celui des cellules pyloriques. Le protoplasme est d'autant

plus éosinophile que les tubes glandulaires sont plus profonds dans la sous-muqueuse, c'est-à-dire plus rapprochés des couches musculaires. On trouve des cellules intercalées très nombreuses dont la structure rappelle celle des cellules de Stöhr.

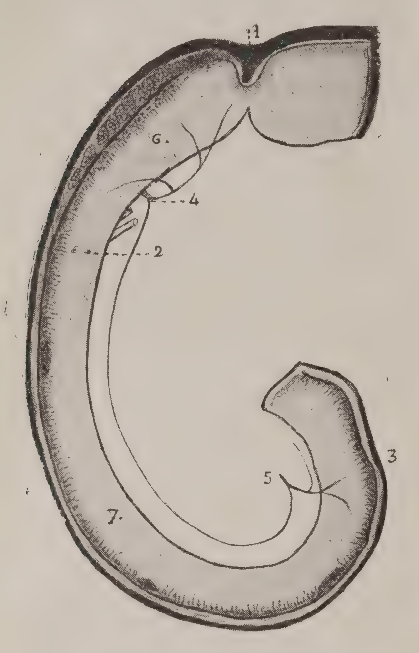


Fig. 20. — Demi-schématique représentant les caractères microscopiques et macroscopiques du duodénum de carnassiers (chat).

1, pylore. — 2, abouchement des conduits pancréatique et biliaire. — 3, rétrécissement duodéno-jéjunal. — 4, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 5, artères duodénales inférieures. — 6, partie supérieure du duodénum (présence de glandes de Brunner). — 7, partie inférieure du duodénum (absence de glandes de Brunner, abouchement des conduits pancréatique et biliaire, amas lymphoïde).

Les glandes de Lieberkühn paraissent aussi développées dans la partie supérieure que dans la partie inférieure.

Les villosités intestinales sont plus courtes dans la partie supérieure.

Les couches muscularis, la musculaire mucosæ en particulier sont plus puissantes, (cette dernière est même plus épaisse au niveau de la partie supérieure que dans l'estomac).

Le tissu lymphoïde fixe limité dans la partie supérieure à l'amas juxta-pylorique, est représenté dans la partie inférieure par de nombreux amas, surtout chez le chien. Ces amas paraissent d'autant plus développés que les animaux sont plus jeunes.

ONGULÉS

a. *Artiodactyles. Ruminants* (*chèvre, mouton*)

La chèvre et le mouton sont suffisamment semblables au point de vue anatomique pour être englobés dans la même description. Je prendrai comme type la chèvre domestique.

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Le duodénum de la chèvre présente deux parties parfaitement différenciées, séparées par un double coude situé à 15 centimètres du pylore.

Lorsque le duodénum est en place, ce double coude est maintenu contre le foie par le conduit biliaire et des vaisseaux. La partie comprise entre le pylore et le double coude (partie supérieure) apparaît comme relativement dépendante de l'estomac. Elle ne présente aucun rapport avec le méso-duodénum. Elle est dilatée et sa paroi est plus épaisse que celle de la partie inférieure. Cette dernière comprise entre le double coude et l'angle duodéno-jéjunal a la forme d'une anse contenue dans le méso-duodénum ; elle entoure le pancréas, et reçoit les conduits pancréatique et biliaire réunis immédiatement après le double coude ; son calibre est celui du reste de l'intestin grêle (fig. 21).

Extérieurement comme intérieurement, la partie supérieure est de coloration grisâtre, tandis que la partie inférieure présente la même coloration que le jéjunum (gris rosé).

Il n'existe pas de véritables plissements transversaux

de la muqueuse, pas plus dans la partie supérieure que dans la partie inférieure.

Vascularisation artérielle. – Le duodénum reçoit ses artères de deux territoires différents : celui de l'artère hépatique et celui de l'artère mésentérique supérieure.

Artères issues de l'artère hépatique : artères duodénales droites ou supérieures. — L'artère hépatique aborde le duodénum à hauteur du double coude. Elle abandonne à ce niveau l'artère hépatique proprement dite qui se rend directement au foie, et deux branches importantes destinées à la partie supérieure du duodénum :

L'une de ces branches postéro-interne, remonte et se distribue sur la face interne de la partie supérieure du duodénum, et se perd au voisinage du pylore.

L'autre plus antérieure a une distribution plus complexe. Elle donne : un premier rameau ascendant qui longe la face antérieure de la partie supérieure du duodénum et s'y distribue, croise le pylore et va s'anastomoser avec les artères de l'estomac (caillette) ; un ou deux rameaux moyens qui se rendent par un trajet direct et horizontal dans la région du double coude; enfin un rameau inférieur descendant qui croise les conduits pancréatique et biliaire, et va s'anastomoser au début de l'anse inférieure avec une branche artérielle venue de l'artère mésentérique supérieure.

Artères issues de l'artère mésentérique supérieure : artères duodénales gauches ou inférieures. — L'artère mésentérique supérieure donne une artère assez importante qui prend naissance sur son flanc gauche, et irrigue la partie inférieure duodénum.

Cette artère donne d'abord un rameau qui cravate la fin du duodénum et s'anastomose avec la première branche intestinale ; puis elle longe la concavité de l'anse en lui

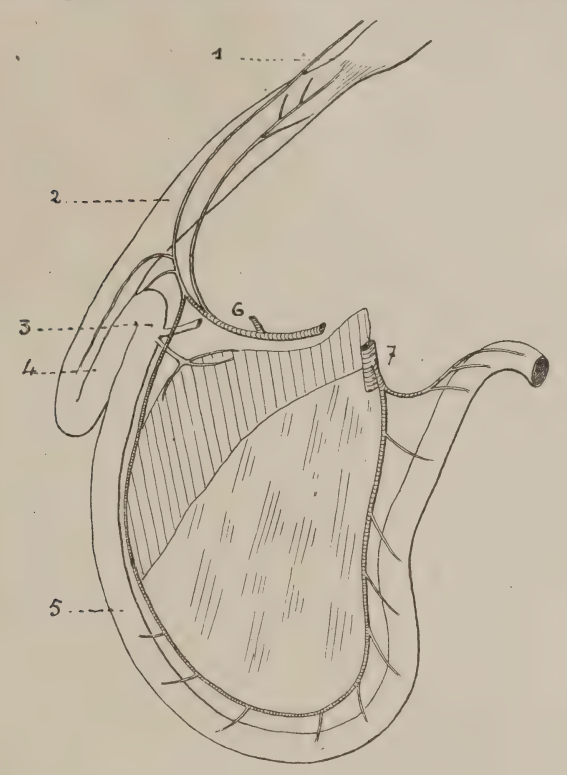


Fig. 21. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum de la chèvre domestique.

1, pylore. — 2, partie supérieure du duodénum. — 3, abouchement des conduits pancréatique et biliaire. — 4, double coude. — 5, partie inférieure du duodénum. — 6, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 7, artère mésentérique supérieure et artères duodénales inférieures.

abandonnant de nombreux rameaux et s'anastomose finalement avec la branche inférieure de l'artère duodénale droite ou supérieure.

Cette disposition des artères du duodénum chez la chèvre met en évidence, l'indépendance complète de la circula-

tion artérielle des deux parties déjà différenciées par la configuration extérieure et la configuration intérieure.

Celles qui sont destinées à la partie supérieure naissent directement de l'artère hépatique. L'une d'elles se ramifie uniquement sur la partie supérieure du duodénum; les autres tout en contribuant à l'irrigation de la partie supérieure et du double coude, assurent la communication avec le territoire artériel de la partie inférieure par une anastomose inférieure. Celles qui sont destinées à cette partie du duodénum sont issues de l'artère mésentérique supérieure. Enfin il faut noter que ces différentes artères ne contribuent en rien à assurer la vascularisation du pancréas et sont de ce fait véritablement et exclusivement duodénales (fig. 21).

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Les glandes de Brunner constituent une couche à peu près continue jusqu'au tiers inférieur de la partie supérieure, puis les éléments glandulaires s'espacent pour disparaître complètement au niveau du double coude qui sépare les deux parties du duodénum. Cette couche glandulaire est relativement mince et est tout entière contenue dans la sous-muqueuse.

La limite entre l'estomac et l'intestin est bien marquée à hauteur du versant intestinal de la saillie pylorique. Elle est caractérisée par la substitution brusque de l'épithélium intestinal à l'épithélium stomacal, par la présence d'un petit amas lymphoïde en arrière duquel aboutit la muscularis mucosæ de l'estomac très développée et qui s'amincit beaucoup pour passer dans l'intestin.

Du côté stomacal, les glandes pyloriques petites, peu ramifiées sont situées dans la muqueuse ; du côté intestinal, les glandes de Brunner formées de tubes très dilatés, sont au contraire situées uniquement dans la sous-muqueuse.

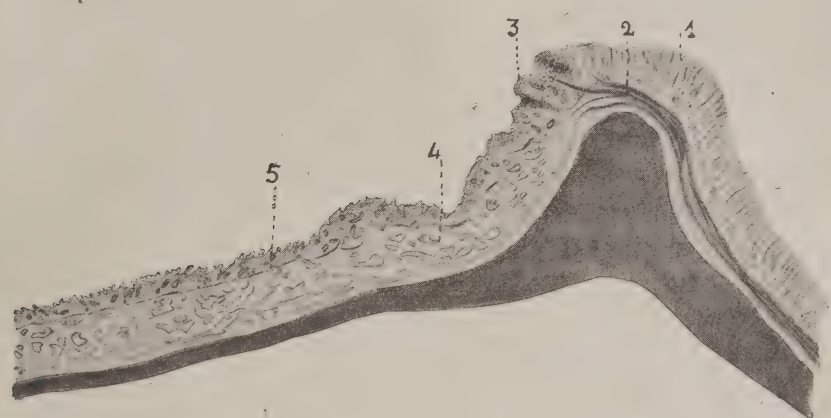


Fig. 22. — Coupe longitudinale de la région duodéno-pylorique de chèvre (faible grossissement). Limite de l'estomac et du duodénum. Disposition des glandes de Brunner.

1, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 2, muscularis mucosæ de l'estomac. — 3, épithélium intestinal, premières glandes de Lieberkühn et amas lymphoïde. — 4, glandes de Brunner. — 5, muscularis mucosæ de l'intestin.

Enfin les premières glandes de Lieberkühn apparaissent immédiatement après le changement de nature de l'épithélium de revêtement (fig. 22).

Structure des glandes de Brunner. — Les glandes de Brünner de la chèvre et du mouton sont toutes dans la sous-muqueuse dont elles sont séparées par une muscularis mucosæ peu développée. Le tissu conjonctif n'est pas très dense et ne forme pas comme chez la plupart des mammifères un réseau limitant les amas glandulaires. Les glandes de Brunner sont formées de tubes ramifiés très

dilatés dont la paroi est constituée par des cellules cylindriques. Le noyau de ces cellules est rejeté à la partie basale ; le protoplasme est granuleux (Kuczinski, Deimler). Elles débouchent dans la lumière intestinale en empruntant habituellement le canal des glandes de Lieberkühn. Le changement de structure s'effectue toujours au passage de la muscularis mucosæ. Il ne paraît pas exister de tubes excréteurs de glandes de Brunner qui conserveraient leur structure propre jusqu'à la surface intestinale. Les glandes pyloriques sont petites, ramifiées ; les cellules sont coniques et plus claires que celles des glandes de Brunner. La différence de structure entre glandes pyloriques et glandes de Brunner avait été déjà notée par Kuczinski chez le mouton.

Les glandes de Lieberkühn d'abord simples dans le début de la partie supérieure se ramifient de plus en plus ; elles paraissent plus nombreuses dans la partie inférieure.

Les villosités intestinales sont plus petites dans la partie supérieure que dans la partie inférieure.

Le tissu lymphoïde fixe n'existe pas dans la partie supérieure en dehors d'un petit amas juxta-pylorique. Dans la partie inférieure on rencontre au contraire quelques amas dans la muqueuse.

La musculature et le **stroma conjonctif** peu développés dans l'ensemble le sont néanmoins davantage dans la partie supérieure.

b. *Périssodactyles. Cheval*

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Le duodénum du cheval forme une anse d'une longueur de 80 à 90 centimètres qui va du pylore à l'angle duodéno-jéjunal.

Dans son ensemble elle paraît plus épaisse et d'un calibre supérieur à celui du reste de l'intestin grêle.

A un examen plus attentif et surtout après remplissage avec un liquide fixateur, on voit qu'elle est constituée de deux parties : une supérieure relativement courte, et une inférieure plus longue, séparées par un rétrécissement situé à 12 centimètres environ du pylore, au-dessous duquel s'abouchent les conduits pancréatique et biliaire.

Il existe un conduit pancréatique accessoire qui déboucherait d'après les auteurs à 7 ou 10 centimètres en dessous du principal. En réalité, il s'abouche au même niveau que le conduit principal, mais en un point presque diamétralement opposé.

La partie supérieure est dilatée en forme de poire, sa largeur maxima est égale à sa longueur. Colin l'appelle « vestibule ». Elle a tout à fait l'aspect d'un petit estomac, sa paroi est épaisse, sa coloration grisâtre.

La partie inférieure tout en présentant un calibre plus grand que celui du reste de l'intestin grêle, une paroi plus épaisse, possède les caractères généraux de ce dernier, c'est-à-dire qu'elle forme une anse de même coloration, de calibre assez régulier, rétrécie seulement avant l'angle duodéno-jéjunal (limite inférieure). Cette anse est

contenue dans le mésoduodénum et entoure le pancréas trifolié (fig. 23).

La muqueuse de la partie supérieure est grisâtre, tomenteuse et présente des saillies, dont deux ou trois au niveau du rétrécissement, prennent l'aspect de véritables valvules conniventes.

Celle de la partie inférieure est plus rose, parsemée de petits amas lymphoïdes peu nombreux. Elle présente quelques plis transversaux ou obliques.

Vascularisation artérielle. — Les artères viennent de deux territoires différents : l'artère hépatique et l'artère mésentérique supérieure.

Artères issues de l'artère hépatique : artères duodénales droites ou supérieures. — L'artère hépatique couchée sur le bord supérieur du pancréas donne trois branches destinées au duodénum.

1° Une artère supérieure, purement duodénale, se rend à la partie supérieure du duodénum, l'aborde par sa face inférieure, se bifurque en deux branches ; une antérieure et une postérieure qui remontent vers le pylore sans le dépasser.

2° Une artère moyenne, duodéno-gastrique, remonte sur la face antérieure de la partie supérieure en lui abandonnant quelques branches, croise le pylore et se continue sur l'estomac.

3° Une artère inférieure duodénale, descend en arrière du conduit pancréatique principal, donne une branche importante à la région d'abouchement des conduits, puis longe le début de la partie inférieure et s'anastomose avec l'artère duodénale gauche.

Artère issue de l'artère mésentérique supérieure : artère duodénale gauche ou inférieure. — Elle prend naissance

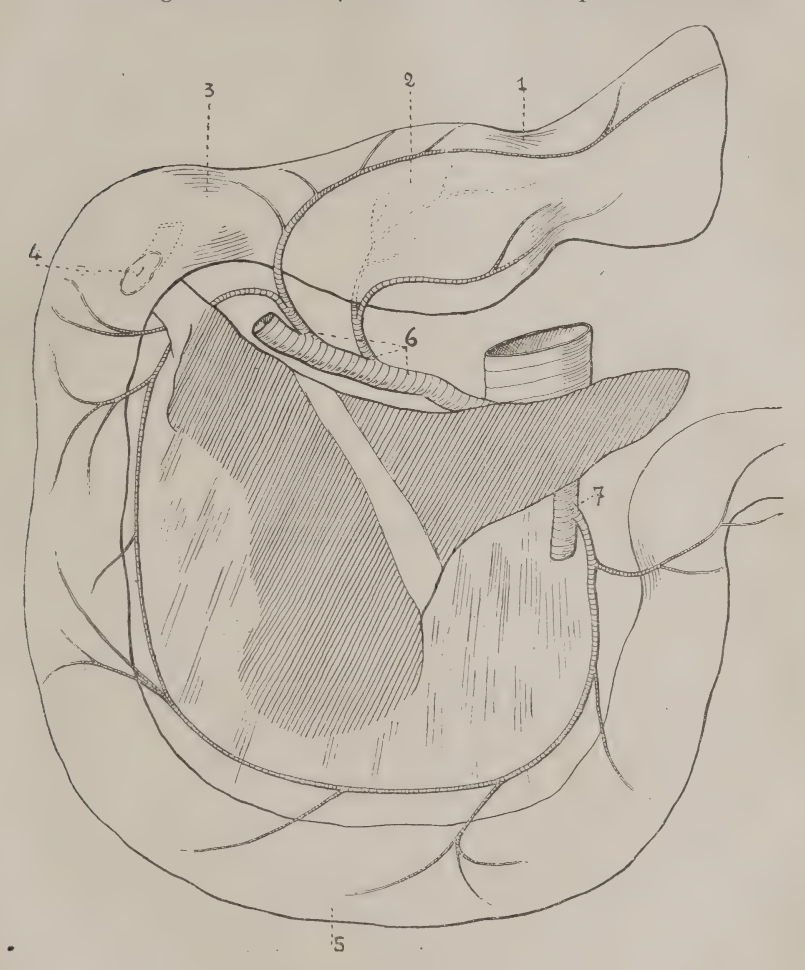


Fig. 23. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum de cheval.

1, pylore. — 2, partie supérieure du duodénum. — 3, rétrécissement. — 4, abouchement des conduits pancréatique principal et biliaire. — 5, partie inférieure du duodénum. — 6, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 7, artère mésentérique supérieure et artères duodénales inférieures.

sur le flanc gauche de l'artère mésentérique supérieure,

donne une branche destinée à la région limite du duodénum et longe ensuite toute la partie inférieure, pour aller s'anastomoser avec la branche inférieure de l'artère duodénale droite (fig. 23).

Les caractères macroscopiques différencient bien chez le cheval deux parties dans le duodénum : une partie supérieure courte, dilatée à parois épaisses, de coloration grisâtre, irriguée par des branches de l'artère hépatique, et une partie inférieure, en forme d'anse, de calibre, de coloration rappelant ceux du reste de l'intestin grêle et irriguée par des branches de l'artère mésentérique supérieure. Ces deux parties sont séparées par un rétrécissement suivi d'un changement de direction, en dessous duquel s'abouchent les conduits pancréatique et biliaire.

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Glandes de Brunner. — En cherchant la limite inférieure des glandes de Brunner, on s'aperçoit qu'elles s'étendent non seulement à tout le duodénum, mais qu'elles se continuent encore dans le jéjunum. Certains auteurs donnant des chiffres pour exprimer leur étendue, disent qu'elles vont jusqu'à 7 ou 8 mètres du pylore (Ellenberger, Kuczinski, Oppel, Deimler).

Ces chiffres me paraissent très exagérés. J'ai examiné le duodénum de chevaux d'âges différents. Chez 2 chevaux de 25 ans, elles s'étendaient à 2 mètres et $2^{m},50$ du pylore, chez 1 cheval de 9 ans à 2 mètres du pylore, chez 1 cheval nouveau-né, j'ai rencontré des ébauches des glandes de Brunner à $0^{m},80$ du pylore.

Cette présence des glandes de Brunner dans tout le duodénum et dans le début du jéjunum, semble donc à

première vue infirmer la division basée, chez les autres mammifères, sur les caractères macroscopiques et sur les caractères microscopiques.

Mais à un examen approfondi, on note de grandes différences dans la structure et l'agencement des glandes, suivant qu'on les considère dans la partie supérieure ou dans la partie inférieure du duodénum.

Dans la partie supérieure, les glandes de Brunner constituent une couche épaisse et dense qui envahit la muqueuse et la sous-muqueuse ; si bien qu'entre les couches musculaires et l'épithélium de revêtement on ne voit que des glandes (fig. 25).

La muscularis mucosæ n'est pas continue, mais représentée par des faisceaux musculaires isolés, puissants, disposés assez irrégulièrement ; ces faisceaux divisent la masse glandulaire en deux couches, une muqueuse relativement mince et une sous-muqueuse beaucoup plus importante.

Dans la partie inférieure, la muscularis mucosæ est continue, mais la couche muqueuse des glandes a disparu et la couche sous-muqueuse n'est plus représentée que par des amas isolés, dont l'importance diminue à mesure que l'on s'éloigne de l'abouchement des conduits.

Les glandes de la partie supérieure sont très complexes ; ce sont des tubes extrêmement ramifiés et pelotonnés, tant ceux de la couche muqueuse que ceux de la couche sous-muqueuse.

Dans l'ensemble, elles constituent une masse claire, bordée en dehors par les couches musculaires externes et en dedans par l'épithélium intestinal plus ou moins festonné, au-dessous duquel on distingue de rares glandes de Lieberkühn. Au sein de cette masse glandulaire claire,

on remarque des taches foncées qui sont surtout localisées dans la couche sous-muqueuse.

Les tubes glandulaires des parties claires ont une lumière étroite, leurs cellules sont coniques, le noyau

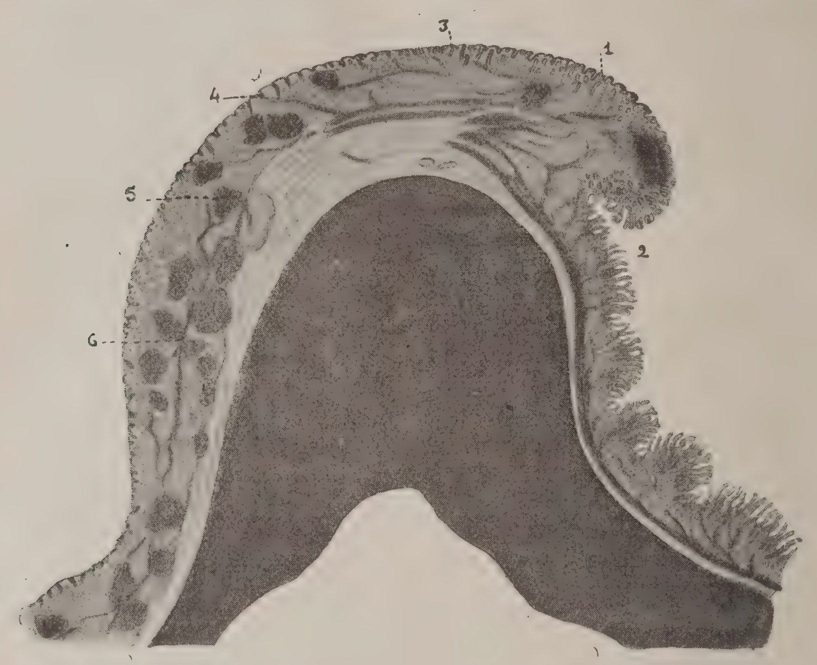


Fig. 24. — Coupe longitudinale de la région duodéno-pylorique du cheval (faible grossissement). Limite de l'estomac et du duodénum. Disposition et nature des glandes de Brunner.

1, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 2, muscularis mucosæ de l'estomac. — 3, épithélium intestinal. — 4, glandes de Brunner muqueuses. — 5, glandes de Brunner séreuses. — 6, muscularis mucosæ de l'intestin.

est rejeté à la périphérie par un protoplasme réticulé et finement granuleux. Ils sont d'un calibre un peu supérieur à celui des tubes pyloriques.

Ceux des parties foncées ont une lumière plus large remplie d'un produit de sécrétion coloré en rouge brique par l'éosine.

Leurs cellules sont plutôt cylindriques. Le noyau est moins externe. Le protoplasme est très coloré, surtout dans la zone basale de la cellule. L'acide osmique met en évidence de nombreux grains de graisse, caractéristiques des glandes séreuses (Bouin et Garnier) (fig. 24).

Ces parties foncées des glandes de Brunner du cheval, ont été signalées par Deimler dans le voisinage du pylore.

Cet auteur n'en a pas étudié la répartition. Il n'a pas vu qu'elles étaient localisées surtout dans la couche sous-muqueuse, qu'elles ne dépassaient pas l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire et qu'elles n'existaient jamais au sein des glandes pyloriques. Il n'a donc pu entrevoir toute leur signification anatomique. Il ne croit pas d'ailleurs qu'elles puissent être considérées comme une forme glandulaire bien individualisée ; il affirme au contraire qu'elles représentent un stade différent du fonctionnement de la masse des glandes de Brunner qui seraient toutes entières pour lui du type muqueux. A l'appui de cette affirmation, Deimler soutient qu'il existe tous les termes de passage entre les tubes clairs et les tubes foncés.

J'ai cherché en vain à les retrouver dans mes préparations, et j'ai toujours noté au contraire, une différence de structure très tranchée entre les deux catégories de tubes. De plus, comment expliquer la localisation aussi exclusive de ces deux aspects glandulaires à la partie supérieure du duodénum de préférence dans la couche sous-muqueuse.

Je crois donc qu'ils représentent bien deux individualités distinctes de glandes : l'une (les clairs) du type muqueux, l'autre (les foncés) du type séreux.

Les glandes de la partie inférieure sont moins développées que celles de la partie supérieure. Elles sont uniquement du type muqueux. On ne rencontre jamais après l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire des parties séreuses ; de plus, il semble que leurs tubes glandulaires soient plus petits que ceux des glandes muqueuses de la partie supérieue.

La limite entre l'estomac et l'intestin est marquée au sommet de la saillie pylorique, à peu près à mi-chemin du versant stomacal et du versant intestinal.

L'épithélium de revêtement s'invagine de moins en moins profondément, puis brusquement prend les caractères de l'épithélium intestinal. En ce point, la couche des glandes est relativement mince. La muscularis mucosæ de l'estomac, constituée par des lamelles musculaires qui limitait extérieurement les glandes pyloriques, aboutit à un volumineux nœud musculaire, d'où partent des faisceaux qui vont pénétrer sans ordre bien marqué, les masses glandulaires intestinales (fig. 24 et 25).

Ces masses offrent les caractères des glandes de Brunner de la partie supérieure du duodénum ; elles sont disposées en deux couches par la pénétration de la muscularis mucosæ et sont constituées de deux éléments glandulaires : séreux et muqueux.

Enfin, c'est en ce point que commencent à apparaître, peu nombreuses il est vrai, les premières glandes de Lieberkühn.

Le tissu lymphoïde juxta-pylorique est peu développé chez le cheval, néanmoins on rencontre juste avant le passage des deux épithéliums, un petit amas très superficiel.

Les glandes de Lieberkühn sont peu nombreuses dans la partie supérieure du duodénum ; elles sont représentées de place en place, par de simples invaginations de l'épithélium intestinal qui pénètrent peu profondément dans la couche muqueuse des glandes de Brunner. Elles sont plus nombreuses et mieux différenciées dans la partie inférieure.

Les villosités intestinales sont courtes et très espacées dans la partie supérieure. Elles sont plus hautes et plus nombreuses dans la partie inférieure.

Le tissu lymphoïde est peu développé dans le duodénum du cheval ; on rencontre seulement quelques petits amas dans la partie inférieure.

La muscularis mucosæ est formée de faisceaux discontinus très épais dans la partie supérieure, tandis que dans la partie inférieure, elle est plus mince et continue.

Le stroma conjonctif est très dense et pénètre les couches glandulaires dans la partie supérieure.

Les couches musculaires sont beaucoup plus épaisses dans la partie supérieure que dans la partie inférieure. Elles sont renforcées avant le rétrécissement supra-vatérien (fig. 25).

En somme, le duodénum du cheval se distingue de celui des autres grands herbivores que j'ai étudiés, par l'abondance des glandes de Brunner qui atteignent le jéjunum, par la présence dans la partie supérieure, d'éléments glandulaires spéciaux du type séreux qui permettent de différencier les deux parties du duodénum,

par un développement très marqué du système musculaire qui donne à la partie supérieure l'apparence d'un petit estomac.

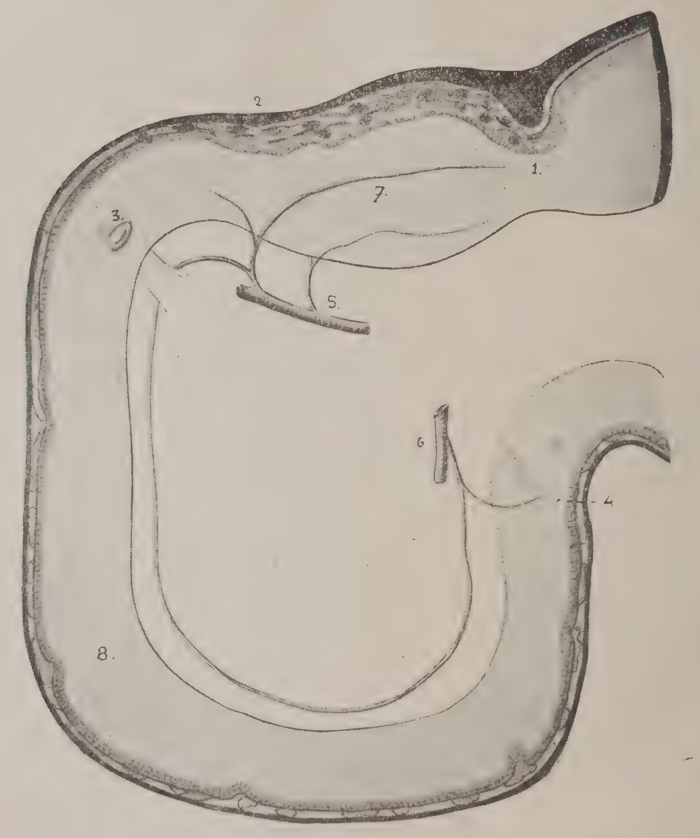


Fig. 25. — Demi-schématique représentant les caractères microscopiques et les caractères macroscopiques du duodénum de cheval.

1, pylore. — 2, rétrécissement supra-vatérien. — 3, ampoule de Vater. — 4, rétrécissement duodéno-jéjunal. — 5, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 6, artère mésentérique supérieure et artères duodénales inférieure. — 7, partie supérieure du duodénum (glandes de Brunner muqueuses et séreuses en deux couches). — 8, partie inférieure du duodénum (glandes de Brunner uniquement muqueuses dans la sous-muqueuse).

D'un autre côté, le cheval possède un estomac qui paraît très réduit dans ses dimensions, si l'on tient compte

d'une part, de la taille générale, et d'autre part, du régime alimentaire (herbivore non ruminant).

En rapprochant ces deux ordres de faits, j'avais pensé primitivement que les glandes de Brunner, pouvaient suppléer dans une certaine mesure, par leur développement exagéré et leur structure spéciale, à une insuffisance glandulaire apparente de l'estomac, occasionnée par la réduction de surface de sa muqueuse. Mais une étude approfondie de la muqueuse gastrique, montre que si la capacité de l'estomac est relativement petite et la surface couverte par les glandes pyloriques et les glandes du fond inférieure à celle des autres grands herbivores, les couches glandulaires sont beaucoup plus épaisses. D'autre part, la musculature y est plus puissante.

L'insuffisance gastrique ne serait donc qu'apparente, aussi bien comme réservoir que comme glande ; et on peut se demander si la constitution anatomique très spéciale du duodénum, n'est pas la manifestation particulière d'une disposition générale de tout le tractus digestif (glandes annexes comprises) [1], qui permettrait par une action mécanique plus violente et une action chimique plus intense, une transformation et une absorption plus rapide des aliments, ainsi qu'une élimination également plus rapide des déchets.

Cette hypothèse est corroborée par ce fait physiologique observé par Magendie et par Colin, que les aliments passent très rapidement dans l'estomac du cheval. Ils passeraient également très vite dans l'intestin pour séjourner dans le cœcum.

1. Le pancréas du cheval est très développé et paraît être le siège d'une activité sécrétoire considérable. Son conduit excréteur est d'un diamètre quatre fois plus grand que celui du bœuf.

MAMMIFÈRES DE LA DEUXIÈME CATÉGORIE

Les mammifères de la deuxième catégorie, (ceux dont les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent à des niveaux différents), sont peu nombreux. J'ai étudié un *rongeur herbivore* (LE LAPIN), un *artiodactyle ruminant* (LE BŒUF) et un *artiodactyle non ruminant* (LE PORC).

RONGEUR HERBIVORE (LAPIN)

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Les caractères morphologiques extérieurs du duodénum du lapin, ont été précisés par Claude Bernard, et la figure qu'il en donne est demeurée classique. Elle montre que le duodénum forme une anse très longue, du pylore à l'angle duodéno-jéjunal. Le conduit biliaire s'abouche très près du pylore dans une dilatation initiale, tandis que le conduit pancréatique se jette à 30 ou 35 centimètres du pylore, à une courte distance de l'angle duodéno-jéjunal, après un coude qui siège sur la partie moyenne de la branche ascendante de l'anse.

Ce coude est en réalité plus marqué que ne le représente le dessin de Claude Bernard. De plus, sur la partie terminale du duodénum, immédiatement après l'abouchement du conduit pancréatique, on note la présence d'un amas lymphoïde de plusieurs centimètres de long, qui apparaît par transparence comme une véritable plaque de Peyer (fig. 26).

La muqueuse est régulièrement hérissée de villosités qui manquent complètement dans la partie avoisinant le pylore et qui sont d'autant plus développées que l'on s'en éloigne.

La vascularisation artérielle est assurée par des artères issues de l'artère hépatique (*duodénale droite ou supé-*

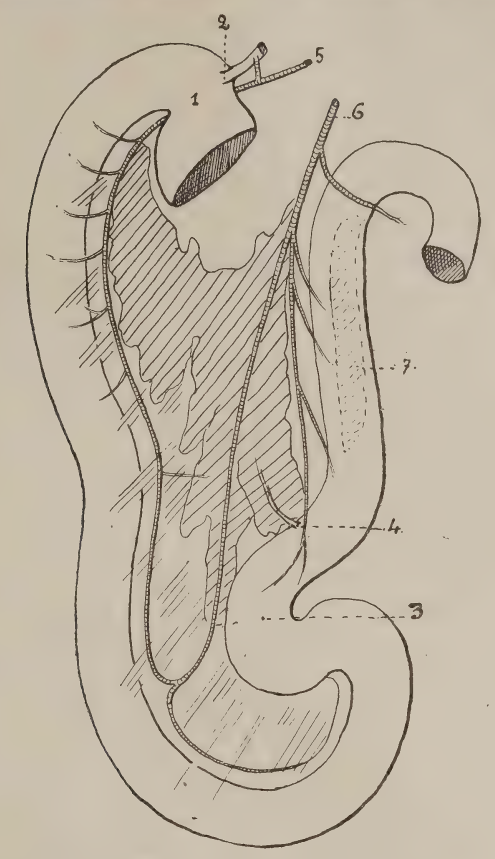


Fig. 26. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum du lapin domestique.

1, pylore. — 2, conduit biliaire. — 3, coude prépancréatique. — 4, conduit pancréatique. — 5, artère hépatique et artère duodénale supérieure. — 6, artère mésentérique supérieure et artères duodénales inférieures. — 7, plaque lymphoïde vue par transparence.

rieure) et de l'artère mésentérique supérieure (*duodénale gauche ou inférieure*).

L'artère duodénale droite ou supérieure naît de l'hépatique immédiatement en dessous du pylore. Elle donne

un rameau important qui se ramifie sur la partie initiale dilatée, puis elle longe le flanc gauche de la portion descendante de l'anse et s'anastomose au niveau de son sommet avec une branche de l'artère mésentérique supérieure. Elle n'irrigue pas le pancréas.

L'artère duodénale gauche ou inférieure, prend naissance sur le flanc gauche de l'artère mésentérique supérieure, donne un rameau important destiné uniquement à la partie terminale du duodénum, et une branche qui se dirige obliquement vers le sommet de l'anse où elle se bifurque en deux rameaux : l'un gauche qui remonte vers l'abouchement du conduit pancréatique où il se perd, l'autre droit qui s'anastomose avec l'artère duodénale droite (fig. 26).

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Glandes de Brunner. — La caractéristique la plus importante consiste dans la présence des glandes de Brünner dans la partie qui s'étend du pylore au coude précédant l'abouchement du conduit pancréatique, et dans leur absence dans la partie sous-jacente au coude.

Schwalbe avait déjà noté un développement très marqué des glandes de Brunner chez le lapin. Pour lui, elles s'étendaient à plus de 30 centimètres du pylore et *laissaient la place au pancréas*.

Elles sont d'abord disposées en deux couches, une muqueuse et une sous-muqueuse qui sont intimement mélangées du fait de la dissociation de la muscularis mucosæ.

A 5 ou 6 centimètres du pylore, la disposition continue de la muscularis mucosæ divise très nettement les deux

couches, qui diminuent d'importance à mesure que l'on se rapproche du coude pré-pancréatique (fig. 27).

Dans l'ensemble, les glandes de Brunner sont constituées de deux éléments bien différenciés : des éléments clairs, et des éléments sombres qui dominent dans la couche sous-muqueuse.

Les éléments clairs sont formés de tubes dont les cellules cylindro-coniques et relativement volumineuses présentent deux zones : une apicale claire avec un protoplasme finement réticulé, une basale plus sombre qui contient le noyau entouré d'un protoplasme granuleux éosinophile.

Les éléments foncés sont plus petits que les précédents. La lumière des tubes est réduite, les cellules sont également plus petites.

Leur protoplasme présente une zone basale striée dans le sens de la hauteur et une zone apicale remplie de grains réfringents (Schwalbe, Kuczinski, Castellant).

Ces deux catégories de tubes communiquent l'une avec l'autre, mais la séparation entre les deux espèces de cellules est toujours brusque et d'une netteté parfaite.

Schwalbe considérait qu'il existait dans la sous-muqueuse duodénale deux sortes de glandes tout à fait indépendantes l'une de l'autre : des « glandules pancréatiques » (tubes à grains, éléments sombres) et des glandes de Brunner (éléments clairs).

Kuczinski au contraire, se basant sur la continuité des unes avec les autres, affirme qu'il ne s'agit que d'une seule sorte de glande dont l'une des parties a la structure des glandes de Brunner, et l'autre celle du pancréas.

Bentkowski, Dekhuysen, prétendent que les deux

aspects correspondent à des stades différents du fonctionnement d'une même glande.

Castellant ne considère pas les éléments foncés comme représentant un petit pancréas, mais tout en réfutant l'opinion de Bentkowski ne conclut pas d'une façon ferme sur leur signification anatomique.

Bensley regarde les éléments sombres comme une partie séreuse.

Les auteurs classiques (Prenant, Poirier, etc.) admettent qu'il s'agit là d'une glande mixte, c'est-à-dire, composée

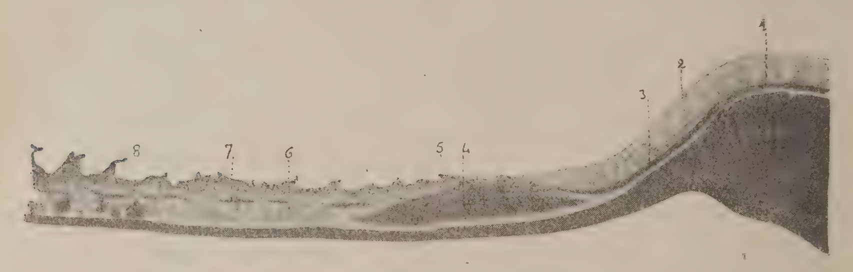


Fig. 27. — Coupe longitudinale de la région duodéno-pylorique de lapin (faible grossissement). Limite de l'estomac et de l'intestin. Disposition et nature des glandes de Brunner.

1, pylore musculaire. — 2, épithélium stomacal et glandes pyloriques. — 3, muscularis mucosæ de l'estomac. — 4, amas lymphoïde juxtapylorique. — 5, épithélium intestinal. — 6, glandes de Brunner réparties en deux couches. Dans la sous-muqueuse, îlot séreux en foncé. — 7, muscularis mucosæ de l'intestin. — 8, glandes de Lieberkühn.

d'éléments du type muqueux (parties claires) et d'éléments du type séreux (parties foncées).

Je me rangerai à cette manière de voir. Pour les raisons que j'ai données plus haut en étudiant le duodénum du cheval, on ne peut pas considérer éléments clairs et éléments foncés comme représentant des stades différents du fonctionnement d'une même glande. D'autre part, en admettant même que les éléments foncés représentent des îlots pancréatiques intra-duodénaux (chose d'ailleurs

peu vraisemblable), il n'en est pas moins vrai qu'ils font partie d'une formation glandulaire, dont l'existence est liée à l'absence du conduit pancréatique et sur laquelle le conduit biliaire ne paraît avoir aucune influence.

La limite entre l'estomac et l'intestin est marquée ici par la substitution de l'épithélium intestinal à l'épithélium stomacal ; cette substitution ne se fait pas au niveau du versant intestinal de la saillie pylorique, mais à quelques millimètres plus loin. L'épithélium stomacal dépasse donc la limite macroscopique de l'estomac. Cependant, le point de passage des deux épithéliums de revêtement correspond : à la disparition des glandes pyloriques, claires peu ramifiées, et situées exclusivement dans la muqueuse, à la fin de la muscularis mucosæ de l'estomac épaisse et continue qui se perd dans un amas lymphoïde volumineux, après lequel seulement apparaissent les premières glandes de Brünner et quelques glandes de Lieberkühn (fig. 27).

Les glandes de Lieberkühn sont peu nombreuses dans la partie initiale du duodénum ; leur nombre augmente à mesure que l'on s'éloigne du pylore.

Les villosités intestinales, d'abord courtes, larges et espacées deviennent plus longues, plus fines et plus nombreuses.

Le tissu lymphoïde fixe est représenté uniquement par un amas juxta-pylorique volumineux dans la partie supérieure du duodénum. Après l'abouchement du conduit pancréatique, on trouve une véritable plaque lymphoïde qui mesure plusieurs centimètres de longueur.

La musculature est plus forte dans son ensemble à la partie supérieure du duodénum, mais surtout dans sa portion initiale.

ARTIODACTYLES RUMINANTS (BŒUF)

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Le duodénum du bœuf ressemble beaucoup à celui des ruminants dont les conduits s'abouchent au même niveau.

Il présente une partie supérieure dilatée qui est séparée d'une partie inférieure en forme d'anse par une double courbure en S allongé.

Le conduit biliaire s'abouche après la première courbure, c'est-à-dire à 30 centimètres environ du pylore et le conduit pancréatique 20 centimètres plus loin, après la deuxième courbure dans la portion supérieure de l'anse inférieure (fig. 28).

La paroi du duodénum n'est pas très épaisse dans son ensemble, néanmoins celle de la partie supérieure l'est davantage que celle de la partie inférieure. Comme chez le mouton et la chèvre, la partie supérieure présente des rapports très nets avec le grand épiploon, tandis que la partie inférieure est contenue avec le pancréas dans le méso-duodénum. La muqueuse de l'une est grisâtre, celle de l'autre est rosée. Il n'existe pas de véritables plis transversaux.

La vascularisation artérielle, est comparable à celle du duodénum du mouton et de la chèvre.

Les artères duodénales droites ou supérieures naissent de l'artère hépatique à hauteur du conduit biliaire, et se répartissent en trois groupes :

Un groupe supérieur (branche supérieure), remonte vers

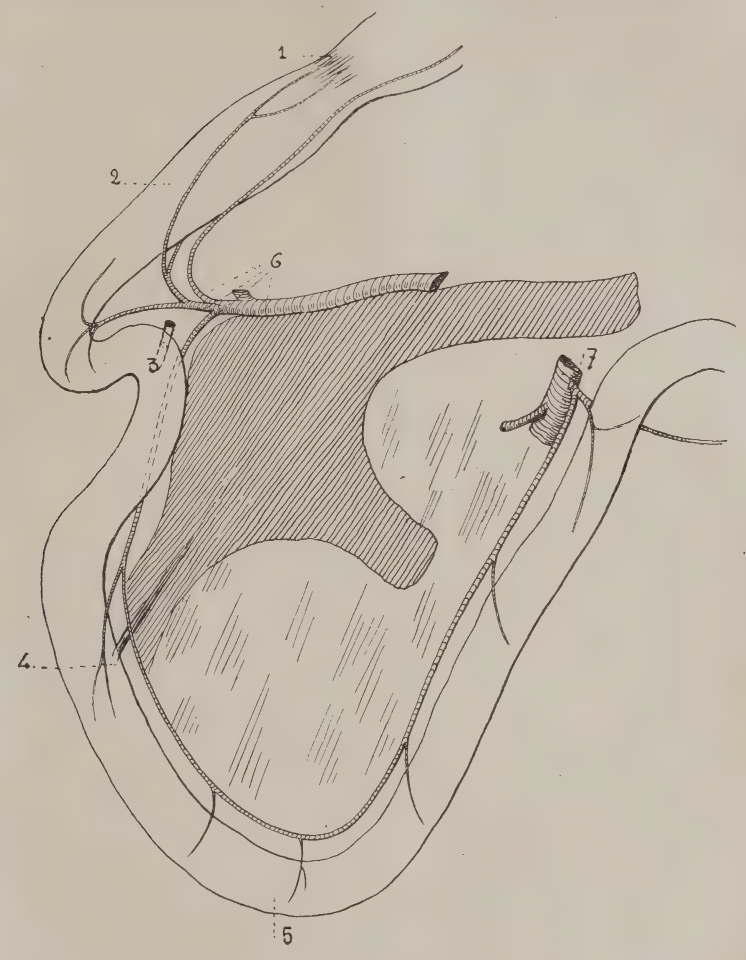


Fig. 28. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum de bœuf domestique.

1, pylore. — 2, partie supérieure du duodénum. — 3, conduit biliaire. — 4, conduit pancréatique. — 5, partie inférieure du duodénum. — 6, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 7, artère mésentérique supérieure et artères duodénales inférieures.

le pylore en se distribuant à la partie dilatée. L'une des branches de ce groupe continue vers l'estomac.

Un groupe moyen (branche moyenne), spécialement destiné au premier coude et à la région d'abouchement du conduit biliaire.

Un groupe inférieur, constitué par une artère qui descend vers le conduit pancréatique et s'anastomose en dessous de lui avec une branche de l'artère duodénale gauche.

L'artère duodénale gauche ou inférieure prend naissance sur le flanc gauche de l'artère mésentérique supérieure, donne une première collatérale qui se rend à la région limite du duodénum et du jéjunum et une autre qui longe l'anse inférieure jusqu'au conduit pancréatique, en s'anastomosant avec la branche inférieure des duodénales droites (fig. 28).

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Les glandes de Brunner dépassent l'abouchement du conduit biliaire et s'étendent jusqu'au conduit pancréatique. Elles sont donc limitées à la partie supérieure du duodénum.

Elles paraissent disposées comme celles du mouton et de la chèvre, constituant d'abord une couche sous-muqueuse assez compacte dans toute la partie dilatée. Elles s'espacent ensuite dans la zone intermédiaire au conduit biliaire et au conduit pancréatique.

Les tubes glandulaires sont moins gros, moins dilatés ; les cellules sont un peu plus hautes que celles des glandes du mouton et de la chèvre, mais présentent les mêmes caractères de structure. Leur protoplasme renferme des grains éosinophiles.

Les glandes de Brunner se distinguent des glandes

pyloriques par leurs plus grandes dimensions et leur complexité. Leur protoplasme est plus granuleux.

La limite entre l'estomac et l'intestin ne diffère en rien de celle décrite chez les ruminants de la première catégorie.

Les glandes de Lieberkühn, les villosités intestinales, le stroma conjonctif, le tissu lymphoïde et la musculature présentent les mêmes caractères différentiels que chez le mouton et la chèvre.

ARTIODACTYLES NON RUMINANTS (PORC)

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

Configuration extérieure et intérieure. — Le duodénum du porc forme une anse longue, divisée par un angle rétréci en deux parties inégales : une supérieure, relativement courte, légèrement dilatée dans sa portion initiale, à l'endroit où s'abouche le conduit biliaire (à 2 ou 3 centimètres du pylore), une inférieure dans laquelle s'abouche le conduit pancréatique immédiatement après le rétrécissement qui la sépare de la supérieure.

Avant l'angle duodéno-jéjunal, il existe un autre rétrécissement qui marque la limite inférieure du duodénum (fig. 29).

Le duodénum du porc possède une paroi plus épaisse dans l'ensemble que celle du reste de l'intestin grêle ; cette différence est surtout marquée pour la partie supérieure.

La muqueuse de la partie supérieure est grisâtre, lisse. Celle de la partie inférieure est rosée, présente des plis

transversaux vrais qui ressemblent à des ébauches de valvules conniventes ; de plus depuis l'abouchement du conduit pancréatique jusqu'à la fin du duodénum, on trouve une traînée lymphoïde presque ininterrompue.

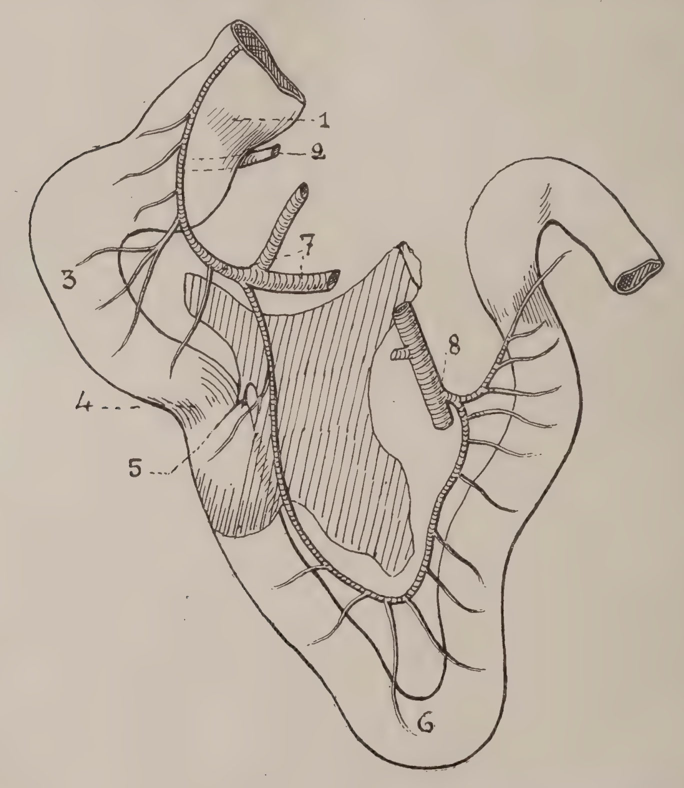


Fig. 29. — Configuration extérieure et vascularisation artérielle du duodénum de porc.

1, pylore. — 2. conduit biliaire. — 3, partie supérieure du duodénum. — 4, rétrécissement prépancréatique. — 5, conduit pancréatique. — 6, partie inférieure du duodénum. — 7, artère hépatique et artères duodénales supérieures. — 8, artère mésentérique supérieure et artères duodénales inférieures (le pancréas forme un anneau autour du duodénum).

Vascularisation artérielle. — La partie supérieure est vascularisée par une artère issue de l'artère hépatique (artère duodénale droite ou supérieure). Cette artère,

immédiatement après sa naissance donne deux branches : une ascendante qui forme une arcade artérielle pour la partie supérieure du duodénum et va s'anastomoser avec le territoire artériel de l'estomac, une descendante qui croise le pancréas, irrigue la région d'abouchement du conduit pancréatique et va s'anastomoser au niveau de la portion initiale de la partie inférieure avec l'artère propre de cette dernière.

La partie inférieure est en effet vascularisée par une artère qui prend naissance sur le flanc gauche de l'artère mésentérique supérieure (artère duodénale gauche ou inférieure). Elle se bifurque en deux branches dont l'une se dirige vers la région du rétrécissement duodéno-jéjunal, et l'autre forme une arcade, qui irrigue l'anse inférieure du duodénum et s'anastomose en dessous du conduit pancréatique, avec la branche descendante de l'artère duodénale droite (fig. 29).

CARACTÈRES MICROSCOPIQUES

Les glandes de Brunner constituent une couche presque continue depuis le pylore jusqu'à l'abouchement du conduit pancréatique. En dessous de cet abouchement, on rencontre quelques amas glandulaires isolés sur une étendue très variable suivant les individus mais qui n'atteint jamais celle admise par les auteurs (Kuczinski, Ellenberger, Oppel, Deimler).

Les premières glandes de Brunner sont disposées d'abord en deux couches, une muqueuse et une sous-muqueuse, puis la couche muqueuse disparaît à une distance variable du pylore (5 à 8 centimètres), la couche sous-muqueuse seule persiste. Les amas glandulaires

isolés sont toujours sous-muqueux et sont souvent localisés dans les plis transversaux de la muqueuse.

Les glandes de Brunner de la partie supérieure du duodénum sont formées de tubes très ramifiés dont la lumière est bien marquée. Elles sont plus grosses et plus complexes que les glandes pyloriques, bien que ces dernières soient ici comme chez le cheval proportionnellement plus développées que chez les autres mammifères.

Les cellules sont cylindro-coniques ; leur protoplasme surtout celui des cellules des glandes de la couche sous-muqueuse est très éosinophile.

Les tubes glandulaires des amas situés au-dessous de l'abouchement du conduit pancréatique sont plus petits ; leurs cellules, plus petites également, ont un protoplasma plus clair.

La limite entre l'estomac et l'intestin est ici très nette ; elle est marquée au niveau du versant de la saillie pylorique par le changement brusque de l'épithélium de revêtement, par la fin de la muscularis mucosæ de l'estomac qui limite extérieurement les glandes pyloriques, et par la présence de plusieurs amas lymphoïdes. D'un côté (estomac), ce sont les glandes pyloriques, ici très ramifiées mais uniquement dans la muqueuse, relativement petites et claires. De l'autre côté (intestin), ce sont les glandes de Brunner, disposées en deux couches séparées par des faisceaux musculaires irréguliers.

Les glandes de Lieberkühn, qui apparaissent après la limite entre l'estomac et l'intestin, sont surtout bien développées dans la partie inférieure.

Les villosités intestinales sont courtes, espacées dans la partie supérieure, elles deviennent plus hautes, plus serrées les unes contre les autres dans la partie inférieure.

Le stroma conjonctif est très dense et très vasculaire dans la partie supérieure.

Le tissu lymphoïde fixe est très développé dans le duodénum du porc. Il existe même dans la partie supérieure, sous forme de petits amas ovoïdes qui commencent au niveau du pylore, et s'étendent jusqu'à l'abouchement du conduit pancréatique.

Dans la partie inférieure, il est représenté par de véritables plaques lymphoïdes qui mesurent plusieurs centimètres de longueur.

La musculature, bien développée dans l'ensemble, est plus forte dans la partie supérieure que dans la partie inférieure. Les couches musculaires externes sont épaissies au niveau du rétrécissement qui sépare les deux parties.

Le duodénum du porc présente donc deux parties morphologiquement bien différenciées, bien que comme chez le cheval, les glandes de Brunner dépassent l'abouchement du conduit pancréatique et s'étendent assez loin vers la fin du duodénum ; mais la structure des amas glandulaires sous-jacents au conduit pancréatique est différente de celle des glandes sus-jacentes.

Ici comme chez le cheval les couches glandulaires sont très épaisses, les glandes de Brunner sont disposées en

deux couches sur une étendue assez grande la musculature est puissante aussi bien pour l'estomac que pour le duodénum.

CONCLUSIONS

Les faits que je viens d'exposer, concernant les caractères macroscopiques et microscopiques du duodénum des mammifères autres que l'homme, peuvent se résumer de la façon suivante.

Le duodénum constitue chez tous une anse relativement fixe, située profondément entre l'estomac et le reste de l'intestin grêle mobile.

Elle est limitée en haut par le pylore, en bas par un rétrécissement plus ou moins marqué situé sur sa portion ascendante, à une distance variable de l'angle duodéno-jéjunal.

CHEZ LES MAMMIFÈRES DONT LES CONDUITS PANCRÉATIQUE ET BILIAIRE S'ABOUCHENT AU MÊME NIVEAU

Cette anse est divisée en deux parties : une supérieure, une inférieure, séparées par un rétrécissement, peu prononcé chez les singes, les insectivores, les rongeurs et les carnassiers, très accusé chez le cheval, par un double coude chez les ruminants.

La partie supérieure est plus ou moins dilatée, sa paroi est toujours plus épaisse (très épaisse chez le cheval), la muqueuse est grisâtre, souvent tomenteuse (cheval).

Sa vascularisation est toujours assurée par des branches de l'artère hépatique (la disposition est surtout nette chez les ruminants et chez le cheval). Ces artères sont véritablement des artères duodénales.

Elle renferme des glandes de Brunner, qui ne dépassent pas sa limite inférieure dans la majorité des cas, et qui sont la plupart du temps situées uniquement dans la sous-muqueuse.

Chez le cheval les glandes sont disposées différemment ; elles dépassent l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire ; mais dans la partie supérieure elles sont réparties en deux couches très épaisses, muqueuse et sous-muqueuse, tandis que dans la partie inférieure, elles sont uniquement sous-muqueuses. De plus dans la partie supérieure on rencontre des amas de glandes séreuses au milieu de glandes muqueuses.

Sauf chez les carnassiers et surtout les rongeurs où les villosités sont très hautes et très serrées, chez les autres espèces, elles sont, comme chez l'homme, courtes, espacées et larges.

Les glandes de Lieberkühn sont d'autant moins développées que les glandes de Brunner le sont davantage.

La muscularis mucosæ est habituellement épaisse, et même lorsqu'elle est relativement réduite comme chez les ruminants, elle est plus développée dans la partie supérieure que dans l'inférieure.

Il en est de même pour les couches musculaires.

Le stroma conjonctif est toujours très dense sauf chez les ruminants.

En dehors des amas lymphoïdes juxta-pyloriques, il n'existe pas de tissu lymphoïde fixe.

La partie inférieure est toujours en forme d'anse plus ou moins développée suivant les groupes et les espèces.

Elle présente les caractères généraux du reste de l'intestin grêle, sa surface extérieure et sa surface intérieure sont de même aspect et de même coloration.

Sa vascularisation est assurée par des artères duodénales gauches, branches de l'artère mésentérique supérieure, qui s'anastomosent avec le territoire artériel duodénal supérieur, en dessous de l'abouchement des conduits.

Elle ne renferme pas de glandes de Brunner mais elle reçoit les conduits pancréatique et biliaire. Chez le cheval, il existe dans la sous-muqueuse des amas de glandes isolées uniquement du type muqueux.

Les villosités intestinales sont fines, hautes, serrées les unes contre les autres.

Les glandes de Lieberkühn sont abondantes.

La musculature (muscularis mucosæ et couches externes) est mince.

Le tissu lymphoïde fixe est représenté par des amas de nombre et de dimension variables suivant les groupes et espèces, qui commencent après l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire.

CHEZ LES MAMMIFÈRES DONT LES CONDUITS S'ABOUCHENT A DES NIVEAUX DIFFÉRENTS

La séparation entre les deux parties est assurée, par un coude comme chez le lapin, par une double courbure comme chez le bœuf, et par un coude rétréci comme chez le porc.

La partie supérieure est surtout caractérisée par l'abouchement du conduit biliaire et par la présence des glandes de Brunner. Elles sont mixtes chez le lapin.

La partie inférieure est caractérisée au contraire par l'absence des glandes de Brunner et par l'abouchement du conduit pancréatique.

Pour ce qui concerne les autres éléments constitutifs de l'intestin (**villosités intestinales, glandes de Lieberkühn, musculature, stroma conjonctif, tissu lymphoïde**), les différences sont les mêmes que chez les mammifères de la première catégorie. Chez le porc les glandes de Brunner dépassent le conduit pancréatique, mais leur structure est différente dans la partie supérieure et dans la partie inférieure.

La limite entre l'estomac et l'intestin est marquée de la même façon que chez l'homme. Chez certains rongeurs (rat) elle est même plus nette. Chez les carnassiers (particulièrement le chien et le chat et chez le lapin), l'épithélium stomacal dépasse la zone du pylore de plusieurs millimètres, mais, au passage des deux épithéliums stomacal et intestinal, on trouve un amas lymphoïde important ; les glandes situées du côté de l'estomac, ont tous les caractères des glandes pyloriques, tandis que celles situées du coté de l'intestin, ont ceux des glandes de Brunner. De plus, à l'endroit où commence l'épithélium intestinal on trouve toujours des glandes de Lieberkühn.

La structure des glandes de Brunner n'est pas identique chez tous les mammifères[1].

Elles présentent dans l'ensemble des caractères qui les rapprochent des glandes muqueuses, mais elles peu-

1. Les variations de structure suivant les groupes et les espèces, porte non seulement sur les glandes de Brunner, mais également sur les différentes parties constitutives du duodénum, en particulier les villosités intestinales et le tissu lymphoïde. A propos des villosités intestinales, je rappelle les travaux de Bryard qui a établi différents types d'après le régime alimentaire.

vent renfermer des éléments glandulaires du type séreux, diffus ou agglomérés.

Cette différenciation est d'autant plus nette que les glandes sont plus éloignées de la muqueuse.

Les glandes pyloriques au contraire présentent un type de structure relativement fixe dans toutes les espèces.

La plupart des auteurs récents signalent dans les glandes de Brunner de certaines espèces (carnivores, herbivores), des cellules intercalées qu'ils appellent cellules de Stöhr, les assimilant ainsi aux cellules de Stöhr des glandes gastriques.

On peut se demander si ces cellules ne sont pas identiques aux cellules éosinophiles qu'Oppel a décrites chez l'homme ou aux cellules argentaffines mises en évidence par Masson chez l'homme.

Il est difficile d'établir, comme l'ont fait jusqu'à présent les auteurs, l'importance relative des glandes de Brunner suivant les espèces. Pour que celle-ci soit exacte, il faudrait non seulement tenir compte de l'étendue relative des glandes de Brunner, mais aussi de l'épaisseur des couches glandulaires, de leur structure, et de la taille des individus.

CHAPITRE III

SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE ET FONCTIONNELLE DU DUODÉNUM

Le duodénum de l'homme et des mammifères dont les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent au même niveau, présente deux parties : une supérieure et une inférieure différenciées par des caractères anatomiques dont le plus important est, la présence de glandes de Brunner pour la partie supérieure, et l'abouchement des conduits pour l'inférieure. Cette division peut être maintenue, même pour les mammifères comme le cheval, chez lequel les glandes de Brunner dépassent dans une certaine mesure l'abouchement des conduits ; et cela grâce aux caractères histologiques qui différencient les glandes sus et sous-jacentes à cet abouchement.

Il faut donc admettre, en tenant compte uniquement de ces données morphologiques, qu'il existe une relation de cause à effet, entre l'abouchement des conduits excréteurs des glandes annexes et le développement des glandes de Brunner.

L'étude des mammifères chez lesquels les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent séparément, permet de préciser le problème, et montre que le conduit pancréatique seul doit avoir une influence sur le développement des glandes de Brunner, puisque chez ces mammifères, elles sont bien développées dans la partie qui

reçoit le conduit biliaire, et qu'elles disparaissent seulement, après l'abouchement du conduit pancréatique.

D'autres caractères anatomiques différencient encore les deux parties du duodénum :

Pour la partie supérieure, c'est sa coloration extérieure et intérieure grisâtre, sa forme dilatée chez certaines espèces comme un petit estomac, la plus grande épaisseur de ses couches surtout musculaires, ses artères uniquement fournies par l'artère hépatique, c'est chez l'homme l'absence de valvules conniventes, c'est encore l'absence de formations lymphoïdes fixes en dehors des amas juxta-pyloriques, des villosités plus larges et plus espacées, des glandes de Lieberkühn moins nombreuses.

Pour la partie inférieure, c'est sa coloration extérieure et intérieure rosée, sa forme en anse, la moindre épaisseur de ses couches musculaires, ses artères fournies par l'artère mésentérique supérieure, la présence de nombreuses formations lymphoïdes fixes, des villosités plus minces et plus serrées, des glandes de Lieberkühn plus nombreuses et c'est chez l'homme, la présence de valvules conniventes ébauchées chez quelques espèces.

Mais dans l'une comme dans l'autre, l'épithélium de revêtement est l'épithélium intestinal.

D'après l'énoncé de ces caractères anatomiques, la partie supérieure se rapproche beaucoup de l'estomac et la partie inférieure de l'intestin ; et en tenant compte des travaux récents sur les glandes de Brunner et les glandes pyloriques, on pourrait être tenté de rattacher la première à l'estomac et la deuxième à l'intestin grêle.

On sait en effet que les études faites dans ces dernières années sur les glandes de Brunner tendent à les iden-

tifier aux glandes pyloriques. Or si cette façon de voir était exacte, s'il était définitivement prouvé que glandes pyloriques et glandes de Brunner peuvent être réunies sous le nom de glandes de la région pylorique, toute la partie du duodénum renfermant des glandes de Brunner disparaîtrait en faveur de l'estomac, et celle comprenant l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire pour la plupart des mammifères, du conduit pancréatique seul pour quelques-uns, serait fusionnée au reste de l'intestin grêle. C'en serait fait alors de l'individualité anatomique et fonctionnelle du duodénum.

On comprend aisément, toute l'importance que prend dans l'étude de la signification morphologique et fonctionnelle du duodénum, la question de l'identification des glandes de Brunner et des glandes pyloriques.

SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE : IDENTIFICATION DES GLANDES PYLORIQUES ET DES GLANDES DE BRUNNER

Les auteurs qui se sont occupés de cette question et qui ont conclu pour la plupart à l'identification se sont basés sur des faits d'ordre anatomique et d'ordre physiologique. J'envisagerai tout d'abord et d'une façon toute particulière le côté anatomique. Après avoir donné un aperçu chronologique de l'opinion des différents auteurs, je mettrai en relief les faits anatomiques qui semblent étayer l'identification des deux sortes de glandes, auxquels j'opposerai les faits anatomiques que j'ai exposés dans les chapitres précédents.

Brunner qui étudia en 1687 et en 1715 les glandes découvertes par Wepfer en 1679, les localise chez le cheval, le castor, le mouton, la vache et l'homme dans la

portion initiale du duodénum et les appelle « pancréas secondaire. »

Middeldorpf en 1846 en fait une étude anatomique, physiologique et pathologique remarquables pour l'époque ; il conclut que leur sécrétion n'est pas identique à celle du pancréas et propose de rejeter la dénomination de pancréas secondaire donnée par Brunner.

A partir de cette époque, et surtout depuis les travaux de Claude Bernard 1856, pancréas et glandes de Brunner sont considérées comme des glandes différentes ; les dernières tombent presque dans l'oubli et sont mentionnées dans les classiques comme glandes acineuses composées.

Schlemmer en 1870 et surtout Schwalbe en 1872 les remettent en bonne place dans la littérature anatomique. Pour ce dernier, elles seraient analogues comme forme, aux glandes sudoripares (glandes tubuleuses et acineuses) et comme fonctions, seraient très voisines des glandes pyloriques. Cependant il décrit dans le duodénum du lapin, une couche glandulaire qu'il rapproche du pancréas. Bentkowski en 1876 (chien, chat, porc, lapin) rejette l'opinion de Schwalbe pour le lapin et admet qu'il s'agit là de véritables glandes de Brunner à des stades différents de leur fonctionnement.

Watney étudie les glandes de Brunner chez le chien, l'homme, le singe, le hérisson et les compare aux glandes pyloriques. Chez ces animaux, les glandes de Brunner ne sont pas autre chose que des glandes pyloriques qui, plus ramifiées à l'approche du duodénum, dissocient la muscularis mucosæ puis la franchissent.

Heidenhain et ses élèves, d'abord en 1878, puis en 1883, comparent les glandes de Brunner aux glandes pyloriques. Pour eux ce sont des glandes en grappe.

Renaut en 1879 conclut de l'étude du duodénum d'un supplicié que les glandes de Brunner sont des glandes muqueuses analogues à celles de l'œsophage, des bronches et du pylore.

Schiefferdecker en 1884 identifie complètement et sans aucune réserve, les glandes de Brunner et les glandes pyloriques. Il propose de les réunir sous la dénomination de glandes de la zone pylorique, comprenant : 1° les glandes pyloriques contenues dans la muqueuse stomacale ; 2° les glandes semblables aux glandes pyloriques contenues dans la muqueuse de l'intestin, mais ne franchissant pas la muscularis mucosæ ; 3° les glandes de Brunner qui traversent la muscularis mucosæ.

Pour lui les glandes de Brunner se différencient seulement des pyloriques par ce fait, que les premières vont dans la sous-muqueuse et que les autres sont situées dans la muqueuse.

Ellenberger, 1887 dans ses premiers travaux, est pénétré de l'idée d'analogie des deux sortes de glandes.

Le travail de Kuczinski 1890, marque une époque nouvelle par son importance, dans l'histoire des glandes de Brunner. Cet auteur admet que les glandes de Brunner sont des glandes tubuleuses analogues aux glandes pyloriques ; néanmoins il est bien obligé de reconnaître que chez certains animaux (mouton, rat, souris), elles sont très différentes, soit par leur distribution, soit par leur structure. Il reconnaît également pour certaines parties chez le lapin, la similitude de structure avec le pancréas.

Pour Bœhm et Davidoff, les cellules sont les mêmes que celles des glandes pyloriques. La continuité entre les deux sortes de glandes est parfaite.

Oppel tire de l'étude phylogénétique des glandes pylo-

riques et des glandes de Brunner un argument de plus en faveur de leur similitude. Pour lui les glandes de Brunner ne sont qu'une exagération de développement des glandes pyloriques. Chez beaucoup de vertébrés inférieurs on ne trouve qu'une tendance à l'existence des glandes du pylore (urodèle). Chez d'autres ces glandes pyloriques ont une tendance à s'hypertrophier (reptiles, oiseaux), mais il n'existe pas encore de glandes de Brunner.

Chez les mammifères inférieurs (marsupiaux et monotrèmes), les glandes de Brunner sont peu développées et constituent un anneau de glandes autour du pylore, qui semblent se continuer avec les glandes pyloriques sans différences de structure bien nettes. Il en conclut qu'au cours du développement phylogénétique, les glandes de la zone pylorique qui se trouvent au-dessus du sphincter, arrivées à un développement excessif, ont pénétré la muscularis mucosæ et sont devenues les glandes de Brunner, s'étendant ensuite plus ou moins loin du pylore. Néanmoins il reconnaît qu'il existe des différences de structure entre les deux et s'il pense à une origine embryologique commune, il apporte une telle restriction dans sa conclusion, que ses premiers arguments perdent toute leur valeur.

« Au début de l'apparition des glandes de Brunner, s'agit-il d'une invagination de la muqueuse de l'estomac ou d'une transformation de la muqueuse intestinale, cela ne nous intéresse pas. » De même il importe peu à sa théorie que les cellules des glandes pyloriques et celles des glandes de Brunner soient les mêmes. « Du fait que les glandes de Brunner, par pénétration dans la muscularis mucosæ se trouvent dans des conditions nouvelles,

il en résulte que leur forme peut changer comme cela se produit pour toutes les glandes qui sont arrachées à leur milieu nourricier... »

Castellant 1898-99, conclut d'abord à l'identification des deux glandes : « Les glandes de Brunner du lapin, du chien et de l'homme se rapprochent beaucoup des glandes pyloriques, et paraissent morphologiquement en être la continuation » ; puis un peu plus loin : « Les différences considérables chez le rat, minimes chez le chien que les glandes de Brunner offrent avec les glandes pyloriques nous font croire que leur sécrétion n'est pas identique et qu'elles élaborent un liquide digestif spécial.

Pour Anile 1903, « les glandes de Brunner ne se trouvent chez la chauve-souris, la souris et la taupe que dans le début du duodénum ; chez le chien, le chat et le porc, on les trouve dans une étendue plus ou moins considérable. Elles ont leur plus grand développement chez les herbivores. Les différences entre les glandes du pylore et les glandes de Brunner sont plus apparentes que réelles. Elles peuvent être réunies dans une même zone pyloro-duodénale. Elles sécréteraient un mucus spécial. La composition de ce mucus serait différente suivant les animaux, et dans les différentes périodes de formation du mucus. Les cellules présentent des aspects différents.

Deimler, élève d'Ellenberger, dans le travail le plus complet et le plus récent sur cette question, après avoir étudié les glandes pyloriques et les glandes de Brunner chez les animaux domestiques (cheval, âne, porc, vache, chien, mouton), se prononce à son tour d'une façon catégorique pour l'identification des deux sortes de glandes et résume dans les conclusions suivantes les raisons pour lesquelles il en est partisan.

1° Il existe un passage direct d'une sorte de glande dans l'autre, sans qu'on puisse dire à la limite de l'estomac et de l'intestin, « ceci est la première glande duodénale et cela la dernière glande du pylore ».

2° Les dernières glandes du pylore ressemblent souvent complètement aux glandes duodénales, en grandeur, en développement du corps de la glande, en division et en ramifications.

3° Les deux sortes de glandes ont la même structure morphologique, ce sont des glandes tubuleuses avec des parties alvéolaires.

4° Des anastomoses peuvent exister aussi bien entre les glandes pyloriques qu'entre les glandes duodénales.

5° Les glandes duodénales se présentent toujours au commencement du duodénum en masses compactes, mais d'un développement toujours égal à celui des dernières glandes du pylore. Vers la partie distale du grêle elles se perdent toujours peu à peu.

6° Il est faux de donner comme limite entre les deux, la muscularis mucosæ, car les glandes pyloriques sont parfois sous-muqueuses et les glandes duodénales par parties ou complètement dans la propria.

7° Les cellules des dernières glandes pyloriques et des premières duodénales se ressemblent toujours complètement ; chez les deux on peut observer en même temps les différents stades de fonctionnement.

8° Aux différents stades de fonctionnement, déterminés par des injections de pilocarpine, les cellules de ces glandes montrent les mêmes rapports et les mêmes modifications.

9° Les cellules de Stöhr se présentent également dans les deux sortes de glandes,

10° L'épithélium de la muqueuse de la surface est de l'épithélium de l'estomac aussi bien au niveau des glandes de Brunner que des glandes pyloriques. Cet épithélium ne change pas, par suite de la présence des glandes de Brunner, mais uniquement par suite de la présence des glandes intestinales propres.

11° La réaction vis-à-vis des colorations muqueuses est la même pour les cellules des deux sortes de glandes.

12° Les cellules des deux sortes de glandes ont les mêmes rapports avec les canaux excréteurs.

Cependant parmi tous les auteurs, quelques-uns font des réserves sur l'identification complète des glandes de Brunner et des glandes pyloriques pour certaines espèces, soit qu'ils constatent la discontinuité des deux sortes de glandes (Watney, pour la souris et le rat) soit qu'ils relèvent des différences de structure évidentes (Kuczinski, pour le mouton et le rat), soit qu'ils tiennent compte de la différence de répartition topographique : les glandes de Brunner se trouvent dans la muqueuse et la sous-muqueuse, les glandes pyloriques n'existent que dans la muqueuse. Certains même, comme Bogomoletz, nient toute ressemblance et disent qu'histologiquement les glandes de Brunner et les glandes pyloriques sont nettement différentes.

Malgré ces réserves, l'opinion générale admise est celle d'une identification des deux sortes de glandes, plus ou moins absolue suivant les auteurs.

Cette identification est, comme nous venons de le voir dans l'exposé précédent, principalement basée sur des arguments tirés de la continuité apparente des glandes, de leur arrangement et de leur structure, du développement phylogénétique et ontogénétique.

CONTINUITÉ DES GLANDES PYLORIQUES ET DES GLANDES DE BRUNNER.

Les auteurs prétendent que dans la majorité des espèces de mammifères, il n'y a pas de limites glandulaires nettes entre l'estomac et l'intestin.

L'exposé détaillé que j'ai fait de la région pylorique, dans les chapitres précédents, lève tous les doutes sur ce sujet et permet au contraire d'admettre, qu'il existe une limite précise entre l'estomac et l'intestin. Cette limite se fait habituellement au niveau du versant intestinal du pylore. Elle est caractérisée, par un changement brusque de structure de l'épithélium de revêtement, par la terminaison de la muscularis mucosæ de l'estomac, par la présence d'un petit amas lymphoïde. D'un côté (estomac), ce sont les glandes pyloriques contenues dans la muqueuse ; de l'autre côté (intestin), ce sont les glandes de Brunner, la plupart du temps exclusivement et immédiatement sous-muqueuses. Il n'y a guère que l'homme, quelques singes, le lapin, le porc, le hérisson, le cheval, parmi les mammifères étudiés, qui possèdent des glandes dans la muqueuse, en petite quantité d'ailleurs, par rapport à la couche épaisse des glandes sous-muqueuses.

Cette limite apparaît plus nettement encore chez les jeunes individus et l'étude de la région pylorique chez les embryons humains, montre avec une évidence manifeste, qu'il y a discontinuité entre les glandes pyloriques et les glandes de Brunner. Là en effet, il existe entre les deux, en regard des premières invaginations de l'épithélium intestinal, une zone complètement aglandulaire. C'est en ce point que paraît se développer l'amas lymphoïde signalé plus haut,

Cependant, chez certaines espèces (lapin et quelques carnassiers), la limite entre l'estomac et l'intestin ne se fait pas au niveau de la saillie pylorique. L'épithélium stomacal empiète de plusieurs millimètres (presqu'un centimètre chez le chat) sur l'intestin.

Les auteurs en ont tiré un argument en faveur de leur conception parce qu'ils prétendent que là où est encore l'épithélium stomacal il existe déjà des glandes de Brunner. En réalité, il n'en est rien. La limite est simplement déplacée du côté de l'intestin et elle est marquée au niveau du passage des deux épithéliums de revêtement par un amas lymphoïde, par la fin des glandes pyloriques contenues dans la muqueuse, et par le commencement des glandes de Brunner en grande partie sous-muqueuses.

ARRANGEMENT ET STRUCTURE DES GLANDES

Les auteurs et en particulier Deimler, ne veulent tenir aucun compte de la complexité plus grande des glandes de Brunner, ni des « apparences » de structure différente, et pourtant l'un et l'autre fait sont absolument indiscutables.

Pour eux, il n'est pas intéressant que les tubes des glandes de Brunner soient plus ramifiés, plus volumineux et qu'ils aient pénétré pour la plupart à travers la muscularis mucosæ.

Pour eux, les variations dans la morphologie cellulaire, ne représentent que des stades différents du fonctionnement d'éléments cellulaires identiques.

J'ai suffisamment insisté à propos de la description des glandes de Brunner des différentes espèces étudiées, pour ne pas m'étendre à présent très longuement sur ce sujet.

Je me contenterai de rappeler les points importants suivants :

La forme et la structure des glandes pyloriques reste relativement fixe dans toutes les espèces, alors que la forme et la structure des glandes de Brunner varient considérablement avec chaque espèce.

Les éléments glandulaires de ces dernières sont toujours plus volumineux que ceux des glandes pyloriques. Le protoplasma est plus granuleux, et si, elles peuvent être considérées dans l'ensemble comme des glandes du type muqueux, elles paraissent subir une évolution générale vers un type mixte muqueux et séreux, diffus dans la plupart des espèces, localisé dans quelques-unes comme le rat, le lapin et le cheval.

De plus, on a décrit, (Oppel), chez l'homme en particulier, dans les glandes de Brunner des cellules intercalées qu'on ne rencontre pas dans les glandes pyloriques. Masson a mis en évidence des cellules argentaffines uniquement dans les glandes de Brunner sous-muqueuses.

Les modifications de structure (éléments séreux, cellules éosinophiles, cellules argentaffines), apparaissent uniquement dans la couche sous-muqueuse des glandes de Brunner et surtout dans leurs parties profondes.

Enfin, s'il est facile d'admettre, que les variations dans la morphologie cellulaire (éléments séreux, éléments muqueux) représentent des stades différents du fonctionnement d'éléments cellulaires identiques, ce qui n'est d'ailleurs pas vraisemblable, il est bien difficile de s'expliquer pourquoi, ces aspects différents se rencontrent exclusivement au niveau des glandes de Brunner.

DÉVELOPPEMENT PHYLOGÉNÉTIQUE DES GLANDES DE BRUNNER

L'argument phylogénétique repose sur les faits suivants :

Les vertébrés des classes inférieures à celle des mammifères ne possèdent pas de glandes de Brunner, mais uniquement des glandes pyloriques qui augmentent à mesure qu'on s'élève dans la série.

Les mammifères inférieurs (monotrèmes, marsupiaux), ont une très petite quantité de glandes de Brunner, situées immédiatement en dessous du pylore (Oppel). Par conséquent, les glandes de Brunner ne sont que des glandes pyloriques qui, au cours du développement phylogénétique, ont pénétré la muscularis mucosæ et s'étendent plus ou moins loin au delà du pylore.

Cet argument, basé sur le développement phylogénétique des vertébrés, est sans valeur; car le fait d'appeler, par exemple des mammifères supérieurs ou inférieurs, n'implique pas une spécialisation plus ou moins grande au point de vue de la fonction digestive.

En raison de la grande variabilité de la structure des glandes de Brunner dans les divers groupes mammaliens, il convient plutôt de les considérer, comme en rapport avec certaines conditions des fonctions digestives, qu'il s'agirait de préciser.

DÉVELOPPEMENT ONTOGÉNÉTIQUE

Les recherches chez l'embryon humain aux différents stades du développement ont suffisamment démontré que les ébauches des glandes de Brunner sont indépendantes de celles des glandes pyloriques.

Elles apparaissent, du troisième au quatrième mois de la vie intra-utérine, sous forme d'invaginations profondes de l'épithélium intestinal dans une zone du duodénum bien différenciée morphologiquement, comprise entre le pylore et l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire, et qui correspond à la partie supérieure du duodénum de l'adulte.

Les premières ébauches des glandes de Brunner sont séparées des dernières ébauches des glandes pyloriques, par une zone aglandulaire, au niveau de laquelle, l'épithélium de revêtement est déjà de l'épithélium intestinal.

Elles sont soumises à une évolution spéciale qui entraîne une complexité d'arrangement très précoce, alors que les ébauches des glandes pyloriques sont encore constituées par des invaginations tubuleuses simples de l'épithélium gastrique.

De plus, la structure de ces ébauches se modifie à mesure que l'on s'adresse à des embryons plus âgés. D'abord constituées par des cellules du type de celles de l'épithélium intestinal, elles tendent peu à peu à prendre les caractères des glandes de Brunner de l'adulte.

Tous ces faits permettent d'admettre que les glandes de Brunner sont morphologiquement différentes des glandes pyloriques. Elles constituent, chez l'homme et chez les mammifères, le caractère principal de la partie supérieure du duodénum ; l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire pour la plupart des mammifères, du conduit pancréatique seul pour quelques-uns, représentant celui de la partie inférieure.

SIGNIFICATION FONCTIONNELLE

La signification fonctionnelle de ces deux parties doit être bien distincte.

Celle de LA PARTIE INFÉRIEURE paraît surtout liée à la fonction pancréatique. La présence de villosités intestinales bien développées, d'amas lymphoïdes fixes, et de nombreuses glandes de Lieberkühn, laissent supposer qu'à son niveau s'effectue la fin de la digestion et que commence l'absorption intestinale.

La signification fonctionnelle de LA PARTIE SUPÉRIEURE est liée au contraire à celle des glandes de Brunner.

Les avis émis sur la fonction des glandes de Brunner sont contradictoires, soit qu'on ait voulu leur faire jouer un rôle identique à celui du pancréas, soit qu'on ait rapproché leur action de celle des glandes pyloriques.

Depuis Brunner jusqu'à Middeldorpf, elles étaient considérées comme pouvant suppléer le pancréas (Brunner les appelle « pancréas secondaire »). Middeldorpf pensait qu'elles devaient avoir une action sur les matières amylacées et peut-être sur la fibrine. Elles seraient pour lui sans action sur les graisses. Claude Bernard démontra que la sécrétion des glandes de Brunner est bien différente de celle du pancréas, sans toutefois leur donner un rôle bien défini. Beaucoup d'auteurs admettent que les glandes de Brunner sécrètent simplement du mucus sans action spéciale.

Cependant Krolow pense que l'extrait des glandes de Brunner transforme l'amidon en sucre, dissout la fibrine, mais n'attaque ni l'albumine coagulée, ni les graisses.

Puis l'école d'Heidenham rapproche l'action des glandes

de Brunner de celle des glandes pyloriques ; toutes deux sécréteraient un produit protéolytique identique.

Ellenberger, Hofmeister et leurs élèves trouvent de la pepsine au niveau des glandes de Brunner et des glandes pyloriques, et après avoir avancé que cette pepsine était là par imbibition de la muqueuse, venant des glandes du fond, affirment ensuite qu'elle est véritablement sécrétée sur place ; mais il leur est très difficile d'expliquer l'identité fonctionnelle des deux sortes de glandes, puisque dans un cas (glandes pyloriques), la pepsine agirait en milieu acide et dans l'autre (glandes de Brunner), elle agirait en milieu alcalin.

Glaessner tourne la difficulté, en mettant en évidence une enzyme particulière qu'il nomme pseudo-pepsine, caractérisée par ce fait qu'elle agit aussi bien en milieu acide qu'en milieu alcalin, et qu'elle forme toujours, comme, produit de décomposition des albumines, du tryptophan.

L'existence de cette pseudo-pepsine est niée par Klug, Bogomoletz, mais surtout par Scheunert et Grimmer. Pour eux, les glandes de Brunner sécréteraient un ferment amylolytique, mais seraient différentes des glandes pyloriques.

Cependant, les recherches de Schiff, de Pachon et Gachet ont bien mis en évidence *in vivo*, le pouvoir protéolytique propre du duodénum.

Quelques recherches personnelles, sur l'activité protéolytique d'extrait aqueux de parties pyloriques et duodénales de cheval et de vache, m'ont prouvé que seuls, les extraits de muqueuse de la partie supérieure du duodénum (surtout celle de cheval) dissolvent la fibrine ; mais ils n'attaquent pas l'albumine cuite. Les extraits de muqueuse

pylorique et de la partie inférieure du duodénum n'ont aucune action protéolytique.

Ces recherches encore incomplètes, ont comme base des données anatomiques précises et montrent que le pouvoir protéolytique propre du duodénum est localisé dans la partie supérieure, c'est-à-dire dans celle qui renferme des glandes de Brunner et que les glandes pyloriques n'exercent aucune action protéolytique.

Si l'on tient compte de la présence dans les glandes de Brunner de cellules intercalées (argentaffines) qui offrent de grandes similitudes avec des cellules à sécrétion interne, on peut se demander si ces glandes, ne joueraient pas un rôle important dans le déclanchement de mécanismes sécrétoires tels que celui de la sécrétine... localisés principalement dans le début du duodénum. Enfin, la topographie tout à fait spéciale des glandes de Brunner et leur coexistence chez certaines espèces avec l'abouchement du conduit biliaire font penser qu'elles peuvent contribuer à la neutralisation du chyme gastrique.

Ces fonctions doivent être très variables chez l'homme et chez les différentes espèces de mammifères, en raison des grandes variations qui existent dans la structure des glandes.

RÉSUMÉ

Je crois utile de rappeler ici brièvement les faits nouveaux les plus importants que j'ai pu mettre en évidence.

A. — DUODÉNUM DE L'HOMME

1° Le duodénum de l'homme est une anse fixe limitée extérieurement, en haut par le sillon duodéno-pylorique, en bas par le rétrécissement duodéno-jéjunal (fig. 4 et 5), intérieurement par la valvule pylorique et la valvule duodéno-jéjunale.

2° *a*) La limite microscopique entre l'estomac et le duodénum est marquée :

Chez l'embryon, par le changement de structure de l'épithélium de revêtement, au niveau du versant intestinal de la saillie pylorique ; par des invaginations peu profondes de l'épithélium intestinal, en regard desquelles existe une zone aglandulaire, qui sépare les dernières ébauches pyloriques, des premières ébauches des glandes de Brunner (fig. 6, 7 et 8).

Chez l'adulte, par un amas lymphoïde qui existe au point de passage des deux épithéliums de revêtement (versant intestinal de la saillie pylorique), et qui semble se développer aux dépens des premières invaginations de l'épithélium intestinal. En regard de cet amas existe une sorte de nœud musculaire, où aboutit la muscularis mucosæ de l'estomac et d'où part la muscularis mucosæ de

l'intestin. D'un côté, les glandes pyloriques sont dans la muqueuse, de l'autre les glandes duodénales de Brunner sont surtout dans la sous-muqueuse.

b) La limite microscopique entre le duodénum et l'intestin grêle est marquée par la valvule musculaire duodénojéjunale.

Chez l'enfant ou chez l'adulte lorsque les glandes de Brunner atteignent la fin du duodénum, elles ne dépassent pas cette valvule (fig. 9 et 10).

3° Il existe sur la deuxième portion (portion verticalement descendante) un rétrécissement. Il est toujours situé au-dessus de l'ampoule de Vater, quel que soit le niveau de cette dernière (*Rétrécissement supra-vatérien*).

Il divise le duodénum en deux parties : *une supérieure* dilatée, à parois épaisses, mesurant le 1/3 de la longueur totale du duodénum ; *une inférieure* du calibre du reste de l'intestin grêle, mesurant les 2/3 de la longueur totale du duodénum (fig. 4, 5 et 10).

4° Le duodénum est proportionnellement plus court chez l'embryon que chez le fœtus à terme et l'adulte.

Primitivement (3e mois) la partie supérieure seule est bien développée ; son accroissement est presque nul jusqu'à la naissance ; la partie inférieure, d'abord très courte, s'accroît beaucoup jusqu'à la naissance (fig. 3).

5° Les valvules conniventes n'existent pas au-dessus du rétrécissement supra-vatérien. Elles n'existent qu'à partir de lui. Leurs ébauches apparaissent au 7e mois de la vie intra-utérine (fig. 1 et 2).

6° Les artères sont presque exclusivement duodénales.

Les supérieures ou droites proviennent de l'artère hépatique. Elles vascularisent la partie supérieure : l'une, postérieure, prend naissance directement sur l'artère hépa-

tique ou sur la partie initiale de l'artère gastro-duodénale; l'autre, antérieure, est une branche de division terminale de l'artère gastro-duodénale.

Il existe des rameaux spéciaux pour la portion initiale du duodénum (duodénopyloriques et accessoires supérieurs).

Les inférieures ou gauches proviennent de l'artère mésentérique supérieure. Elles vascularisent la partie inférieure.

Elles sont, l'une antérieure, l'autre postérieure. Elles naissent habituellement d'un tronc commun qui donne également une branche pour la région du rétrécissement duodéno-jéjunal et pour le muscle de Treitz.

Les artères supérieures et inférieures s'anastomosent au niveau de l'ampoule de Vater et constituent une double arcade artérielle antérieure et postérieure (fig. 4 et 5).

7° Les glandes de Brünner sont réparties en deux couches : une muqueuse, une sous-muqueuse plus importante.

Chez l'adulte, dans la majorité des cas, elles ne dépassent pas l'ampoule de Vater (fig. 9 et 10).

Chez l'enfant (dans les premières années après la naissance), elles dépassent l'ampoule et atteignent la fin du duodénum.

Chez l'embryon, leurs ébauches apparaissent du 3e au 4e mois de la vie intra-utérine, sous forme d'invaginations profondes de l'épithélium intestinal, développées entre le pylore et l'ampoule de Vater (fig. 6, 7, 8).

8° Les glandes de Brunner sont des glandes « tubuleuses composées » plus compliquées que les glandes pyloriques qui sont dans la muqueuse.

La structure des glandes de Brunner, surtout de la partie sous-muqueuse, est différente de celle des glandes pyloriques.

Elles sont du type général des glandes muqueuses, présentent des cellules intercalées éosinophiles (Oppel) et des cellules argentaffines (Masson).

9° Les autres parties constitutives du duodénum (Villosités intestinales, Glandes de Lieberkühn, Tissu lymphoïde, Stroma conjonctif, Couches musculaires) sont différentes, suivant qu'on les envisage dans la partie supérieure (au-dessus du rétrécissement supra-vatérien) et dans la partie inférieure (au-dessous de ce rétrécissement) (fig. 9 et 10). (Revoir les conclusions du chapitre I).

B. — DUODÉNUM DES AUTRES MAMMIFÈRES

10° Les mammifères (autres que l'homme) peuvent être divisés en deux catégories :

1° Ceux où, comme chez l'homme, les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent au même niveau ;

2° Ceux où les conduits s'abouchent à des niveaux différents.

11° Dans les deux catégories, le duodénum est une anse relativement fixe comprise entre le pylore et le rétrécissement duodénojéjunal. (Il n'existe pas de valvule duodéno-jéjunale.)

a) La limite microscopique entre l'estomac et le duodénum se présente avec les mêmes caractères que chez l'homme.

Pour certains elle ne correspond pas à la saillie pylorique (carnassiers, lapin).

b) La limite microscopique entre le duodénum et l'intestin grêle est moins nette que chez l'homme. (Il n'existe pas de valvule duodénojéjunale.)

12° Le duodénum est divisé en deux parties par un rétrécissement peu marqué (singes, rongeurs omnivores, insectivores, carnassiers), très marqué (cheval, porc) par un double coude (artiodactyles, ruminants). La partie supérieure est généralement dilatée, relativement courte, présente les caractères macroscopiques de l'estomac. La partie inférieure est plus longue, en forme d'anse, présente les caractères macroscopiques du reste de l'intestin grêle.

Il n'existe pas de valvules conniventes vraies (du moins chez les mammifères que j'ai étudiés). Elles sont parfois à l'état d'ébauches (singes, cheval, porc) et uniquement dans la partie inférieure.

13°. La vascularisation artérielle est toujours assurée par des branches de l'artère hépatique pour la partie supérieure, et par des branches de l'artère mésentérique supérieure pour la partie inférieure. La disposition est très variable suivant les groupes et les espèces ; simple chez les carnassiers et les rongeurs, elle est plus complexe chez les autres, surtout chez les ongulés (pour la partie supérieure).

14° Les conduits pancréatique et biliaire s'abouchent ensemble ou séparés au même niveau, dans la portion initiale de la partie inférieure pour les mammifères de la 1re catégorie.

Le conduit pancréatique s'y abouche seul, alors que le conduit biliaire s'abouche dans la partie supérieure pour les mammifères de la 2e catégorie, près du pylore (porc, lapin), loin du pylore (bœuf).

15° Les glandes de Brunner ne dépassent généralement pas l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire (mammifères de la 1re catégorie), et celui du conduit pancréatique (mammifères de la 2e catégorie).

Dans certains cas (cheval 1re catégorie, porc 2e catégorie) elles dépassent les conduits, mais les glandes sus-jacentes possèdent des caractères qui les différencient des glandes sous-jacentes.

Elles sont habituellement dans la sous-muqueuse, sauf chez le cheval, le porc et le lapin.

16° La structure des glandes de Brunner est très variable suivant les espèces. Elles présentent dans l'ensemble des caractères qui les rapprochent des glandes muqueuses mais elles peuvent renfermer des éléments glandulaires du type séreux diffus ou agglomérés (porc, cheval, lapin, rat).

Les glandes pyloriques présentent un type de structure relativement fixe dans toutes les espèces.

17° Les autres éléments constitutifs du duodénum (glandes de Lieberkühn, villosités intestinales, tissu lymphoïde, stroma conjonctif, couches musculaires) présentent des différences, suivant qu'on les envisage dans la partie supérieure et dans la partie inférieure. Ces différences sont très variables suivant les groupes et les espèces. (Voir les conclusions du chapitre II.)

18° L'abouchement seul du conduit biliaire ne paraît avoir aucune influence sur le développement des glandes de Brunner.

L'abouchement du conduit pancréatique seul paraît suffisant au contraire pour entraîner la disparition des glandes de Brunner.

19° Les glandes de Brunner ne peuvent pas être identifiées aux glandes pyloriques.

20° Elles constituent chez l'homme et chez les mammifères, le caractère principal de la partie supérieure du duodénum, l'abouchement des conduits pancréatique et biliaire pour l'homme et la plupart des mammifères, du conduit pancréatique seul pour quelques-uns, représentant celui de la partie inférieure.

21° La signification fonctionnelle des deux parties est distincte.

Celle de la partie inférieure paraît surtout liée à la fonction pancréatique (fin de la digestion et début de l'absorption intestinale). Celle de la partie supérieure serait liée au contraire, surtout à la fonction des glandes de Brunner (neutralisation du chyme gastrique, mécanisme sécrétoire de la sécrétine, début d'action protéolytique ?)

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ANILE (A.). La glandole duodenali o del Brunner. Napoli Tip Di Gennaro e Mazaro, 8°, 127 p., 8 tav., 23 fig.

— Les glandes duodénales ou de Brunner. *Archiv. ital. Biol.*, t. XL, p. 319-320.

BENSLEY (R.-R.). Concerning the glands of Brunner. *Anat. Anz.*, Bd. 23, p. 497-507, 3 fig.

BENTKOWSKI (K.). Beiträge zur histologie der Schleinahaut der magens und der duodenum (d'après OPPEL).

BERNARD (Claude). Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine, t. II, Paris, 1856.

— Mémoire sur le pancréas. *Supplément aux comptes rendus de l'Académie des Sciences*, t. I, 1856.

BOGOMOLETZ. Beitrag zur morphologie und mikrophysiologie der Brunnerschen Drüsen. *Archiv. f. mikr. anat.*, Bd. 61, 1903, p. 656-666.

BÖHM A. und DAVIDOFF M. Lehrbuch der histologie des Menschen, 1895.

BRAND E. Beitrag zur Entwicklung der Magen und Darm (*Verp. der phys med Gesellsch. in Würgburg* Bd 11. S 243-255, 1877.

BRUNNER (J.-C.). De glandulis in intestino duodeno hominis detectis Heidelberg, 1686.

BUJARD (Eug.). Villosités intestinales. *C. R. Ass. des Anat.*, t. VII, p. 128-129, 1907.

— Etude des types appendiciels de la muqueuse intestinale en rapport avec les régimes alimentaires. Morphologie comparée, etc... *Intern. monat. Anat. Physiol*, 1909, Bd. 26, p. 101-196, 5 pl.

CASTELLANT. Quelques recherches sur les glandes de Brunner. *Thèse de Lille*, 1898-99.

CHARPY. Variétés et anomalies des conduits pancréatiques. *Journ. Anat. Physiol.*, Paris, t. XXXIV, p. 720-734, 6 fig., 1898.

CHAUVEAU ARLOING et LESBRE. Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques, 2e éd., Paris, 1905.

Colin. De la comparaison de l'estomac et de l'intestin de nos espèces domestiques. *Recueil de médecine vétérinaire pratique*, 3e série, t. VI, Paris, 1849.

Colin. Traité de Physiologie comparée des animaux, t. I, Paris, 1871.

Cuvier. Anatomie comparée, 2e éd., t. IV, 2e partie.

Dargein (Pierre). Surface et volume comparés de l'estomac et du duodénum. *Bibliographie anat.*, Nancy, t. VII, p. 207-216, 1899.

Dekhuysen (M.-C.). Uber die Brunnerschen Drüsen der Kaninchens (d'après Oppel).

Deimler. Vergleichende untersuchungen über die pylorus drüsenzone des magens und die duodenaldrüsenzone des Darmkanals der Haussaügetiere. *Inaugural dissertation Zurich*, 1904.

Ellenberger (W.). Handbüch der Vergleichenden histologie der Haussaügetiere, 2 Bd., Berlin, 1912.

Ellenberger und Baum. Systematische und topographische anatomie des Hundes, Berlin, 1891.

Glaessner. Ueber die funktion der Peyerschen drüsen. *Hofmeister beiträge zur chem. Phys. und. patho.*, Bd. 1, 1902.

Holzknecht. Das normale röntgenologische vertralten des duodenum. *Centralbl. Physiol.*, 1910, Bd. 23, n° 261.

Heidenhain (R.). Beitrag zur anatomie der Perjerschen drüsen. *Archiv. f. Anat.*, p. 460-480, 1879.

— Bemerküngen über die Brunnerschen drüsen. *Archiv. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 8, p. 279-280, 18 f. 2.

Helly Konrad. Die Glandulae duodenales (Brunneri) als Bestigmi-nungsmittel der Duodenallänge beim Menschen Anat. Anz., Bd. 22, p. 418-423, 1 fig.

His. Anatomie menschlicher Embryonen, 1885.

Hock (J.). Untersuchungen über den Uebergang der Magens in die Darmschleimhaut mil besonderer Berücksichtigung der Lieber Kühnschen Krypten und Brunnerschen Drusen bei den Haussauge-tieren. *Inaug. Diss. Giessen*, 1899, 1 à 80.

Kauffmann (Marie). Uber das Volkommen von Belegzellen im Pylorus und Duodenum des Menschen. *Anat. Anz.* Bd. 28, p. 465-474, 1 p., 3 fig.

Krolow (O.). Die Brunnerschen Drüsen. *Inaug. diss. Berlin*, 1872.

Kuczinski (A.). Beitrag zur histologie der Brunnerschen Drüsen. *Internation. Monats. f. Anatom. und physiol.* Bd. 7. S. 419-446, 1890.

Magendie. Mémoire sur les organes de l'absorption chez les mammifères. *Journal de physiologie*, t. I, p. 18-32, 1821.

Middeldorpf (A.Th.). Disquisitio de glandulis Brunnianis. Vratislaviæ, 1846.

MILNE EDWARDS (H.). Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, t. VI, Paris, 1860.

MONTANÉ et BOURDELLE. Anatomie régionale des animaux domestiques, 3 volumes, Baillière, Paris, 1920.

OPPEL (A). Lehrbuch der Vergleichenden mikroskop. Anatom. d. Wirbelt. Bd. I. Iena, 1896. Bd. II, Iena, 1896.

— Uber der Darm der monotremen einger Marsupialier und von Manis Javanica. *Semon Zoologische Forschungsreisen,* II. S, 403-433, Iena, 1897.

— Uber eine zweite Zellart in den Brunnerschen Drüsen der Menschen (*Archi. Mik. Anat.*, 1910. Bd. 76, p. 525-542. 1 fig.

PACHON et GACHET. De la digestion de l'albumine par le duodénum. *Archives de physiologie*, avril 1898, 5e série, t. X.

POIRIER. Traité d'anatomie humaine, t. IV, fasc. I (3e édition).

PRENANT, P. BOUIN et MAILLARD. Traité d'histologie, t. II.

RENAUT. Note sur la structure des glandes à mucus du duodénum (Glandes de Brunner). *Gazette médicale de Paris*, 1879.

RIO BIANCO. Essai sur l'anatomie et la médecine opératoire du tronc cœliaque. *Thèse Paris*, 1912.

SAPPEY. Traité d'anatomie générale, t. II

— Traité d'anatomie descriptive, t. IV, 1889.

SCHIEFFERDECKER. Beiträge zur Kenntnis der Drüsen des Magens und des Duodenums. *Nachrichten d. Gottinger Gesselsch. d. Wissensch.*, n° 7, 1884.

SCHLÉMMER (A.). Beitrage zur Kenntnis des feineren Bau der Brunnerschen Drüsen. *Wiener Akad. Litz. math. nat.* Wien, 1870.

SCHWALBE (G.). Beitrag zùr Kenntnis der Drüsen in den Darm Wandungen insbesonderé der Brunnerschen Drüsen. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd., 8. Helft 1, 1872.

SCHEUNERT U. GRIMMER (W.). Uber die fùncktionen der Duodenum, und die fùnktionelle identität der duodenal und der pylorus drüsen. *Internat. monatsch. f. Anat. u. Physiol.*, 190., Bd. XXIII.

TESTUT (L.). Traité d'anatomie humaine (descriptive), 6e édition. Doin, Paris.

TOLDT (C.). Bau und Wachstums verhältnisse der Gekröse des menschlichen Darmkanals. *Denkschr. d. Aka. d. Wiss. zu Wien.* Bd. 41, 1879.

— Die Darmgekrose und Netze im gesetz mässigen und gesetz widrigen zustande. *Denkschr. d. Akad, d. Wiss. Math. nat. Kl.* Bd. 56, 1889.

VILLEMIN (F.). Sur la présence normale chez l'homme adulte d'un rétrécissement et d'une valvule musculaire au voisinage de l'angle

duodéno-jéjunal. *Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*, 1911.

VILLEMIN (F.). Signification morphologique et fonctionnelle du duodénum des mammifères. *Comptes rendus de la réunion biologique de Strasbourg*, 19 décembre 1919 et 24 janvier 1920.

— A propos de la répartition et de la structure des glandes de Brunner chez le cheval. Hypothèse sur leur fonction. *Comptes rendus de la réunion biologique de Strasbourg*, février 1920.

WIART. Recherches sur la forme et les rapports du pancréas. *Journ. Anat. Physiol.* Paris, t. CXIII, p. 91-113, 6 fig.

TABLE DES MATIÈRES

Mammifères de la 2e catégorie.

CHAPITRE III

SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE ET FONCTIONNELLE DU DUODÉNUM

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY

L'ACTION
DE L'EXTRAIT THYROÏDIEN
SUR LA MULTIPLICATION CELLULAIRE

L'ACTION
DE
L'EXTRAIT THYROÏDIEN
SUR LA
MULTIPLICATION CELLULAIRE

CARACTÈRE ÉLECTIF DE CETTE ACTION

PAR

Christian CHAMPY

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris

Avec 27 figures dans le texte
et 9 graphiques

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

—

1922

L'ACTION DE L'EXTRAIT THYROÏDIEN
SUR LA MULTIPLICATION CELLULAIRE

CARACTÈRE ÉLECTIF DE CETTE ACTION

Au cours d'une série de recherches entreprises en collaboration avec M. le professeur Gley, j'ai été amené à contrôler et à préciser l'action connue de l'extrait thyroïdien sur les larves d'Amphibiens anoures. Bien que ce phénomène ait été déjà très étudié, il y a quelques faits essentiels qui paraissent avoir échappé à l'attention.

Gudernatsch, essayant l'action sur les têtards de grenouille d'une nourriture à base d'organes variés, constate que l'extrait thyroïdien ralentit la croissance et provoque une série d'altérations de la forme des larves. Il attribue le résultat obtenu à une excitation du métabolisme général. Dans ses expériences, les résultats obtenus avec l'extrait thyroïdien s'opposent à ceux qu'il obtient avec le thymus qui provoque une augmentation de croissance sans métamorphose.

Les expériences de Gudernatsch ont été reprises par un grand nombre d'auteurs, Swingle, Allen Benett, Jensen, Max Morse, Kollmann, Roppert, Uhlenhuth, Lim, Lenhart. Swingle vérifia la généralité des faits observés par Gudernatsch sur d'autres espèces et montra que l'alimentation thyroïdienne paraît accélérer la métamorphose; Jensen

montre que la partie iodée de la molécule de thyroglobuline est seule active, l'iode minéral étant sans action; c'est l'iode en combinaison albuminoïde ou même avec un acide aminé qui est actif. ALLEN BENETT nous apprend que la thyroïdectomie empêche la métamorphose, que l'administration de thyroïde à l'animal thyroïdectomisé la rend à nouveau possible; JENSEN montre que la néoténie chez les Batraciens (type axolotl) est due à une insuffisance thyroïdienne. L'axolotl comme les têtards d'Amphibiens à métamorphose retardée ont une thyroïde anormale, tandis que cette glande est saine chez l'amblystome.

UHLENHUTH essaye d'analyser les conditions d'action de la thyroïde et du thymus. Il essaye d'établir que l'action de la métamorphose sur la pigmentation est due, chez les Urodèles, non à la thyroïde, mais au développement des organes génitaux. Sa démonstration manque de netteté. LIM, dans une très courte note, signale un fait important : l'action de la thyroïde sur les mitoses qu'il a trouvées augmentées; j'ai moi-même indiqué le caractère électif de cette action dans une communication préliminaire (1920).

On admet assez généralement que l'action de la thyroïde doit être interprétée comme une métamorphose brusquée, sans que l'accord soit là-dessus parfaitement établi. On discute sur le mécanisme d'action qu'on attribue généralement à une exagération du métabolisme général (GUDERNATSCH, LENHART, etc.). Il est bien établi (ALLEN BENETT) que la métamorphose n'est pas possible sans thyroïde.

***

La série principale de mes observations a porté sur des larves de *Rana temporaria* ayant déjà des ébauches de

pattes postérieures d'environ 1 millimètre de long. J'emploie la technique suivante : les larves placées dans un cristallisoir reçoivent de l'extrait sec de thyroïde (thyroïde de mouton desséchée dans le vide à 0°) en très grande quantité.

Elles en mangent, mais surtout elles absorbent par la peau des substances actives, comme on peut s'en rendre compte par des expériences de contrôle avec une macération d'extrait filtrée qui donne les mêmes résultats. Dans toutes mes expériences, je me suis arrangé pour qu'il y ait *un grand excès de substances thyroïdiennes.*

Les témoins, placés dans un cristallisoir semblable, ont reçu dans les premières expériences, de l'extrait de testicule préparé comme l'extrait thyroïdien et en quantité correspondante. Comme cet extrait n'a produit aucune modification par rapport aux animaux nourris à la salade cuite, j'ai employé ensuite pour les témoins une alimentation quelconque.

L'extrait ajouté à l'eau la rend facilement corruptible à la température de 15 à 18°, à laquelle j'opérais ; j'ai remarqué, comme Kollmann, que lorsque les têtards sont restés de 30 à 40 heures en contact de l'extrait thyroïdien, ils continuent, si on les remet dans l'eau pure, à évoluer comme s'ils étaient restés en contact.

Afin d'éviter les accidents dus à la corruption de l'eau, j'ai adopté définitivement la méthode qui consiste à les placer d'abord pendant deux jours en contact d'un gros excès d'extrait thyroïdien et de les replacer ensuite dans l'eau pure.

Par la suite, j'ai été amené à faire des séries avec des animaux plus évolués, et plus près de la métamorphose. On observe alors chez les témoins de grandes variétés

dans la rapidité d'évolution, ce qui rend la comparaison plus incertaine. Ces expériences ont été cependant parfois intéressantes par certains côtés; j'y ferai plusieurs allusions.

Il était intéressant de faire une étude cytologique serrée des modifications des têtards qui, peut-être, donnerait quelques renseignements sur le mécanisme de l'action de la sécrétion thyroïdienne en ce cas particulier, et même d'une façon générale.

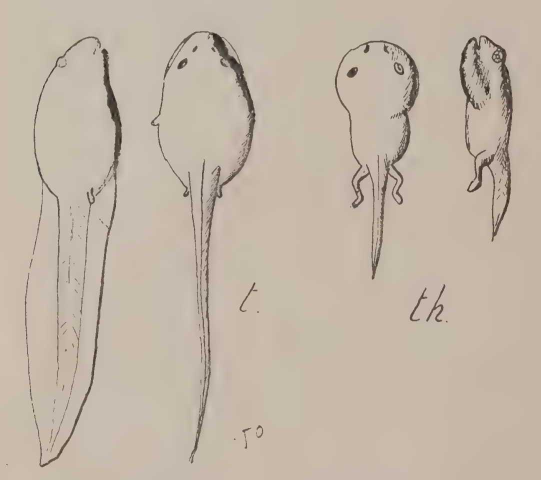


Fig. 1. — Comparaison des témoins et des animaux après 8 jours de thyroïdisation (Têtards de Rana temp. Ebauche des pattes post. de 1 à 1,5 mm). J'ai employé aussi des séries plus évoluées, mais celle-ci est la base de ma description. *t* : témoin, *th* : thyroïdés.

J'ai tout d'abord procédé par la méthode des séries. Des têtards thyroïdisés pendant 24 heures sont fixés à des temps divers : 2, 3, 5 et 8 jours. Ils sont coupés en série, soit longitudinalement, soit transversalement. Les deux sortes de coupes sont nécessaires. Les coupes sont colorées par des méthodes variées. Les fixateurs ont été le liquide de Bouin et celui de Helly.

Ce qui m'a frappé dès les premiers examens histologiques, c'est que les têtards thyroïdisés présentent la régression de l'intestin spiral caractéristique de la métamorphore normale (cf. Reuter).

Comme on a discuté (Kollmann, Uhlenhuth), sur la réa-

lité de la poussée des pattes sous l'influence de l'extrait thyroïdien, j'ai examiné d'abord avec soin les extrémités des membres.

Ce qui a, avant tout, retenu mon attention, c'est l'*augmentation considérable du nombre des mitoses chez les animaux thyroïdisés par rapport aux témoins* (1). Les



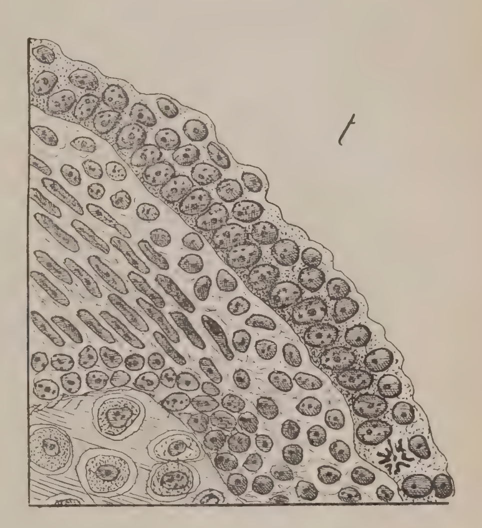


Fig. 2. — Comparaison de l'ébauche du membre antérieur chez un témoin et un têtard thyroïdisé depuis 8 jours (*th*). Les dessins ont été pris tout à fait au hasard et sans rechercher un point où les mitoses soient spécialement nombreuses. × 400 environ.
On voit qu'en dehors de la multiplication extrêmement intense en *th*, les modifications histologiques sont peu sensibles.

extrémités des membres ne sont d'ailleurs pas le seul endroit de l'organisme où l'on observe une multiplication mitotique active. Certaines zones de la peau, du rein, l'épithélium intestinal et le muscle intestinal renferment de nombreuses cellules en division, alors qu'il y

1. Notée déjà par Lim.

a peu ou qu'il n'y a pas de karyokinèses dans les tissus homologues des témoins cependant bien nourris.

Il était intéressant de se rendre compte du degré d'activité de la prolifération observée. Je me suis servi, pour l'apprécier, de la méthode suivante, approximative, il est vrai, mais qui fournit certainement des résultats suffisamment approchés, étant donné le peu d'importance relatif de l'erreur de calcul.

Chez un animal donné, à une température donnée, si c'est un poïkilotherme, j'admets que la différence de durée des karyokinèses dans les tissus comparables, est pratiquement négligeable (ceci est à peine un postulat, étant donné ce qu'on sait de la question). L'activité de la prolifération mitotique est donc surtout inversement proportionnelle à la durée du repos entre deux karyokinèses successives.

Dans un tissu constitué d'un très grand nombre d'éléments et tué à un moment donné, le rapport du nombre des éléments tués au cours de la mitose au nombre des éléments tués pendant la période de repos, sera proportionnel aux temps respectifs que durent la karyokinèse et l'intercinèse. Ce rapport mesure donc la *vitesse de multiplication mitotique* au moment de la fixation.

Il importe de remarquer que ce chiffre ne mesure pas la vitesse de multiplication *totale*, car à la multiplication mitotique il faut ajouter la multiplication par amitose ou clivage. Le chiffre de la multiplication mitotique est donc toujours plus petit que le chiffre de la multiplication totale.

On peut d'ailleurs apprécier le rôle que joue l'amitose dans la prolifération en comptant le nombre des cellules avant et après un phénomène donné et en comparant l'augmentation de nombre avec la proportion des mitoses dans divers tissus où l'on juge par les images histologiques que les amitoses interviennent plus ou moins. En dehors du muscle et du tissu conjonctif, les amitoses m'ont paru, chez les têtards d'Amphibiens, jouer un rôle assez effacé.

Nous appellerons donc *coefficient mitotique* le rapport du nombre des cellules en mitose au nombre de cellules au repos ; ce coefficient mesure, d'après ce que nous venons de dire, la multiplication par karyokinèse avec une approximation suffisante.

Ici, il convient de faire une remarque pratique : il n'est pas facile

d'apprécier quand commence et quand finit la karyokinèse, les transitions entre le stade de repos et le spirème étant notamment insensibles. Pour éviter les erreurs de ce chef, je n'ai compté comme mitoses que le *stades à chromosomes libres,* ce qui réduit considérablement les erreurs de numération, et n'altère en rien la valeur de la méthode.

Les mitoses sont beaucoup moins nombreuses qu'on ne croirait à première vue ; il faut tenir compte du fait qu'elles attirent l'attention. Quand il paraît y en avoir beaucoup dans une préparation, cela ne fait tout de même pas beaucoup pour mille cellules, d'où la nécessité de compter sur 4.000 cellules au moins si l'on veut suffisamment diviser l'erreur de numération.

Cette numération a été faite avec l'objectif à immersion, en suivant un tissu déterminé dans une zone donnée d'un bout à l'autre et en continuant sur la série des coupes ; afin d'éviter de compter deux fois la même mitose coupée en deux, il faut sauter une ou deux coupes chaque fois.

Comme on l'imaginera aisément, c'est là un travail de patience. Je l'avais d'abord entrepris à titre d'essai et sans grande conviction ; les résultats qu'il m'a donnés ont été d'un tel intérêt et d'une logique tellement mathématique que je l'ai décidément adopté tout à fait.

***

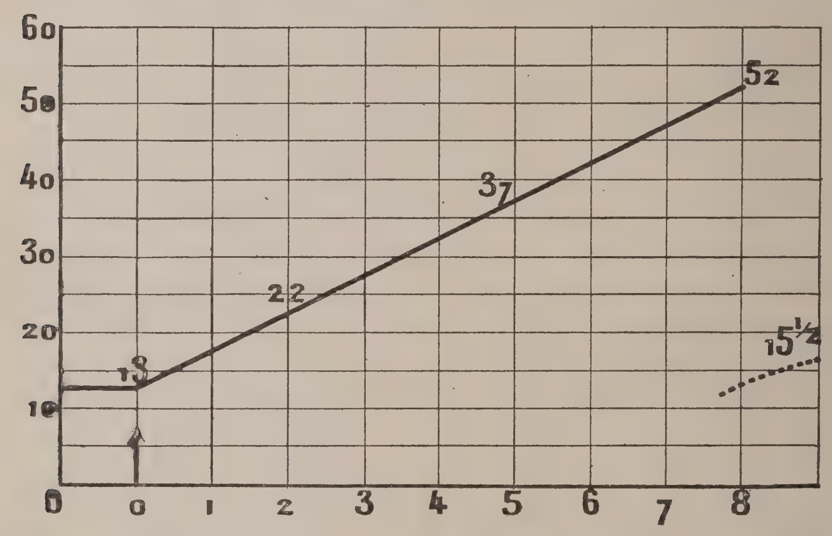
Il faut d'abord rechercher quels sont les coefficients mitotiques normaux dans les tissus du têtard normal, comment ils varient à divers moments, et dans diverses conditions. Bien que j'aie fait ce travail, je n'en donnerai pas ici les résultats détaillés qui sont assez intéressants en eux-mêmes pour mériter une mention spéciale, mais seulement les indications générales.

Dans les divers tissus, chez des têtards bien nourris (alimentation végétale à la salade cuite), le coefficient mitotique généralement faible, varie peu lorsque le têtard s'accroît. Pour les extrémités des membres, il subit une légère augmentation aux approches de la métamorphose

normale. Il en est de même pour l'épithélium intestinal. Le jeûne ralentit la vitesse de multiplication mitotique, mais très inégalement. Il la ralentit bien plus dans l'intestin que dans la peau, et davantage dans la peau du dos que dans celle de l'extrémité des membres : cela explique que les têtards arrivent à se métamorphoser lorsqu'ils sont au jeûne complet.

***

Si nous examinons la série des animaux thyroïdisés, nous constatons maintenant que pour un tissu donné



GRAPH. 1. — Courbe de l'évolution du coefficient mitotique dans la peau des ébauches des pattes antérieures, au cours des 8 jours de thyroïdisation : 1, 2, 3, etc. : jours d'action de la thyroïde. En ordonnées 1mm. 1 mitose pour 1.000 noyaux (numérations faites sur 4.000 cellules). Le chiffre 15,5 indique le coefficient moyen atteint lors de la métamorphose normale. Chez les témoins, le chiffre de 12 à 14 p. 1000 reste constant et augmente seulement jusqu'à 15,5, lors du déclanchement de la métamorphose (plusieurs semaines après).

(peau des extrémités des ébauches des membres antérieurs) *le coefficient mitotique augmente dès la thyroïdisa-*

tion et continue à augmenter les jours suivants jusqu'à la mort du têtard, comme si l'action se continuait.

La peau des pattes antérieures est le meilleur objet pour les raisons suivantes : il n'y a pas encore de différenciations locales marquées : c'est encore un moignon à peu près homogène. L'épithélium s'y multiplie d'une façon à peu près homogène également, sans zones germinatives limitées. On distingue nettement, et nous y reviendrons, la zone de peau qui est en voie de croissance, de celle qui ne l'est pas, et l'on ne risque pas de comprendre dans les numérations une partie du tissu inerte, ou réagissant moins bien, ce qui, pour d'autres tissus, est une cause d'erreur importante. Pour cette raison, j'ai établi là les pourcentages sur 4.000 ou 6.000 cellules, ce qui est très pénible et ne peut être répété pour chaque tissu. Aussi cet objet est la base de mon étude.

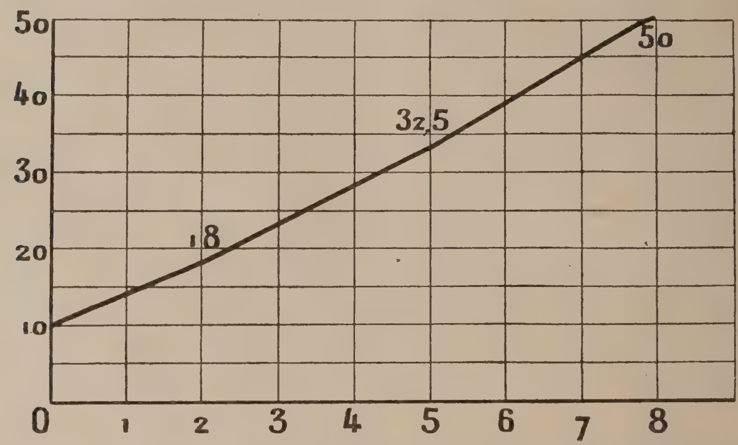
Si l'on établit une courbe du phénomène portant le temps en abcisses et les vitesses de multiplication ou coefficients mitotiques en ordonnées, on obtient une ligne droite (graph. 1). On peut dire que *les augmentations de vitesse acquises en des temps égaux sont égales*. Il semble donc que les substances actives de la thyroïde administrées comme je l'ai fait en doses massives, impriment à la vitesse de multiplication de ce tissu *une accélération constante*.

***

Il restait à voir si le fait était vrai pour d'autres tissus : les pattes postérieures, les muscles des extrémités des pattes, le cartilage de ces extrémités, m'ont donné sensiblement les mêmes résultats.

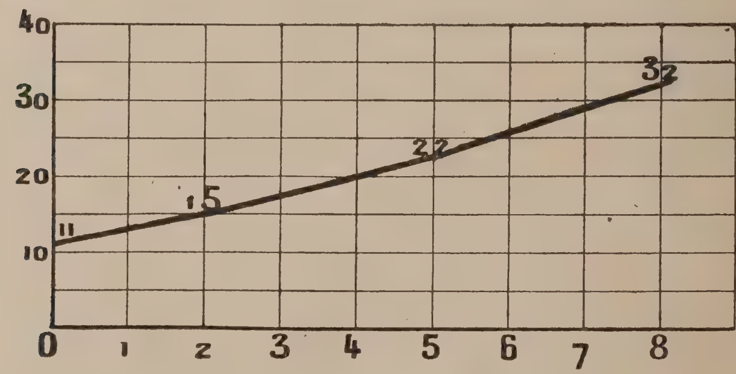
La vitesse de croissance dans les pattes postérieures est normalement un peu moins grande que dans les antérieures chez un têtard donné. Les doigts se différencient,

ce qui rend l'objet plus hétérogène ; il commence à y avoir des nids de mitoses, mais le pourcentage reste



GRAPH. 2. — Evolution du coefficient mitotique dans la peau des pattes postérieures. Courbe établie dans les conditions de la précédente (0, 1, 2, etc., jours de thyroïdisation).

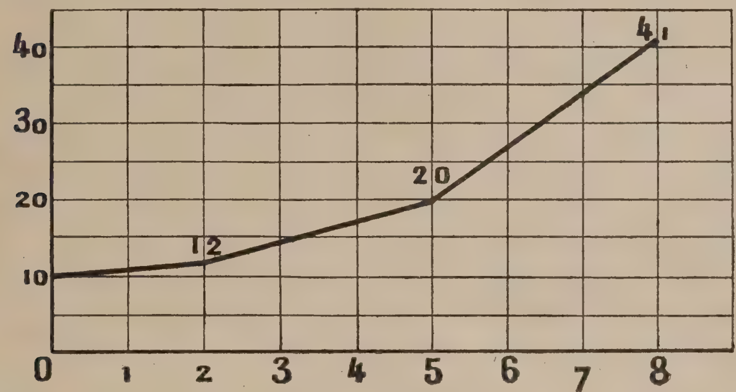
assez exact dans la peau si on la suit sur toute la superficie du membre d'un bout à l'autre. La courbe est sensi-



GRAPH. 3. — Evolution du coefficient mitotique dans la masse conjonctivo-musculaire des pattes antérieures. Courbe établie pour 1.000 cellules, dans les mêmes conditions que les précédentes (0, 1, 2, etc., jours de thyroïdisation).

blement parallèle à celle qu'on obtient pour les pattes antərieures (graph. 2).

J'ai essayé aussi de faire les numérations correspondantes dans le tissu musculo-conjonctif et cartilagineux des extrémités, considéré globalement. Ici, l'hétérogénéité est très marquée, et comme il est difficile de retrouver sur les coupes des zones exactement comparables, j'ai essayé de compenser les erreurs venant de ce fait en



Graph. 4. — Evolution du coefficient mitotique dans le tissu musculo-conjonctif des pattes postérieures. Mêmes caractéristiques que les courbes précédentes.

comptant dans tous les tissus ensemble et d'un bout à l'autre du membre. Je ne crois pas, cependant, avoir éliminé ainsi toute erreur, mais il était intéressant de comparer la croissance de ces tissus à celle de l'épithélium. Dans les deux cas des pattes antérieures et postérieures, l'ascension est dans l'ensemble de même ordre que dans l'épithélium (graph. 3 et 4), elle semble cependant moins rapide au début sans qu'on puisse attacher à cela grande importance, étant données les causes d'erreur que je viens de signaler.



L'intestin était particulièrement intéressant à examiner parce que, dès les premiers jours de thyroïdisation,

on y observe la régression caractéristique de la métamorphose. Le phénomène a été étudié par Reuter lors de la métamorphose normale. Voici en quoi il consiste : l'intestin du têtard est roulé en spirale plane ; il com-



Fig. 3. — Comparaison de l'état de l'intestin chez un têtard de Rana temp. (Stade éb. patt. post. de 1 mm.) Thyroïdisés depuis 8 jours (*th*) et chez le témoin ; *t*. × 150 environ ; dessinés dans les mêmes conditions optiques. L'état *th* est atteint déjà à peu près complètement dès le troisième jour.

prend un épithélium qui ne forme pas de replis et une paroi musculo-conjonctive très mince. L'intestin de la petite grenouille métamorphosée est constitué par un épithélium formant de nombreux replis, par une paroi musculo-conjonctive épaisse. Reuter a montré que la transformation s'accompagne d'une dégénérescence massive des cellules épithéliales.

Chez les têtards thyroïdisés, la régression de l'intestin

spiral est brutale et rapide (fig. 3); dès le deuxième jour, le phénomène est avancé ; alors qu'on ne remarque pas encore extérieurement de caractères distinctifs entre les animaux thyroïdisés et les autres, ce phénomène permet de les reconnaître aisément sur les coupes. La multiplication des éléments conjonctivo-musculaires est notamment rapide.

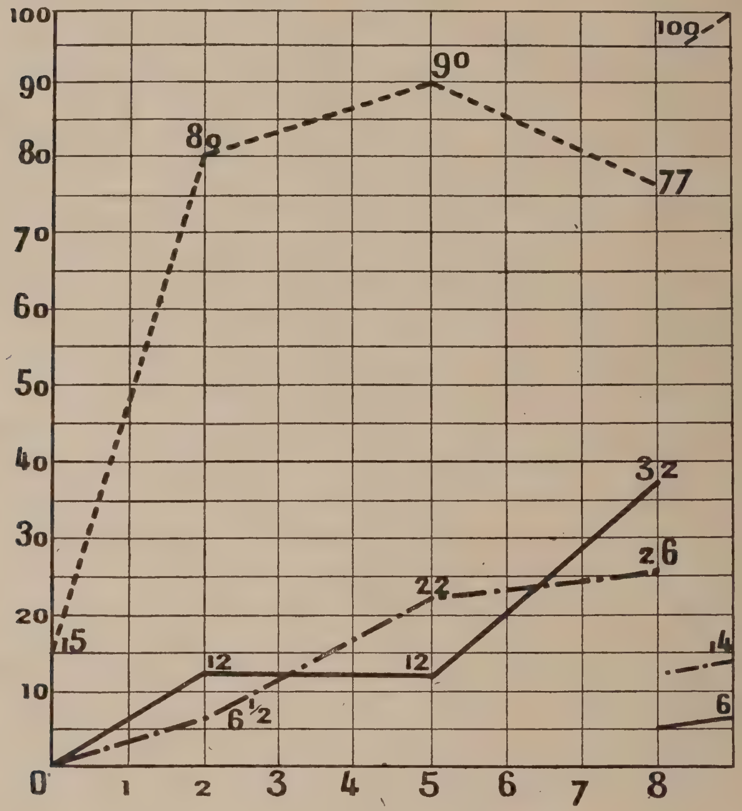
Si l'on fait la courbe de la vitesse de multiplication mitotique des éléments musculo-conjonctifs (graph. 5) (trait pointillé), on voit que la progression de la multiplication est sensiblement du même ordre que pour les autres tissus. Il faut remarquer que lorsque le coefficient mitotique est faible, les erreurs de numération sont relativement plus grandes (trait plein, graph. 5).

Dans l'épithélium intestinal, il y a aussi une augmentation de la vitesse de multiplication, d'autant plus sensible que celle-ci est à peu près nulle chez le têtard normal. Seulement, le phénoméne est troublé par une dégénérescence abondante des cellules épithéliales (cf. Reuter), qui meurent en grand nombre lors de la régression de la spirale intestinale.

Les dégénérescences abondantes se voient surtout dans les couches superficielles de l'épithélium. Dès le premier jour de la thyroïdisation, l'intestin se vide et tend à se plisser comme il le sera chez l'adulte. C'est alors que les mitoses tendent à se localiser en des zones précises comme elles le sont chez l'adulte, tandis que chez la larve elles sont diffuses dans toute l'étendue de l'épithélium. Les numérations ont compris toutes les cellules en bon état dans toute l'étendue de la circonférence intestinale.

Le phénomène de dégénérescence semble donc influer sur la multiplication des éléments frappés en la ralentissant. Cela n'était pas obligatoire, on conçoit bien que les

cellules se multiplient d'une part et dégénèrent de l'autre. D'ailleurs, la courbe elle-même montre que, pendant la période de dégénérescence, la multiplication ne s'arrête



Graph. 5. — Évolution de l'intestin. Les traits plein et pointillé sont établis dans les mêmes conditions que les graphiques précédents, le trait plein représentant le coefficient mitotique dans les cellules épithéliales, le trait pointillé dans le tissu musculo-conjonctif. 1 mm : 1 mitose p. 1.000 cellules, les chiffres 6 et 14 représentent les coefficients atteints lors de la métamorphose normale. Le trait — représente l'évolution du rapport du nombre des cellules épithéliales au nombre des cellules musculo-conjonctives au cours de la thyroïdation en ordonnées : 1 mm = 1 cellule musculo-conjonctive pour 50 cellules épithéliales. 100 : chiffre atteint à la métamorphose normale.

On voit que la proportion relative des cellules musculo-conjonctives, après avoir crû plus rapidement que ne le fait prévoir l'augmentation des mitoses, ce qui est dû à l'intervention d'amitoses ou de clivages, décroît à partir du cinquième jour lorsque la multiplication des cellules épithéliales recommence à croître après la période d'arrêt.

pas et reste seulement stationnaire. Il est possible aussi, bien que je n'aie pas compris dans mes numérations les éléments en dégénérescence, que j'aie compté des éléments au repos dans le dénominateur de mon rapport, alors que ces éléments étaient déjà assez profondément lésés pour être incapables de mitose. Cette cause d'erreur paraît d'ailleurs avoir été légère : ce qui le montre, c'est l'ascension rapide de la courbe après la période la plus active des dégénérescences et alors qu'elles ne sont pas encore complètement arrêtées. Il semble qu'il y ait *tendance à compenser le ralentissement précédent*, et cela est un phénomène qui, dans d'autres observations d'un tout autre genre, s'est montré *très général* (1).

L'ensemble de ces faits prouve donc d'une façon évidente que l'*extrait thyroïdien agit sur certains tissus en voie de croissance en accélérant d'une manière régulière la vitesse de multiplication des cellules.*

J'ai formulé d'abord pour plus de clarté l'explication la plus simple et la plus vraisemblable, c'est à dire que les cellules des zones sensibles réagissent directement à l'hormone thyroïdienne. Il y avait d'autres hypothèses qu'il m'a fallu examiner avant de les éliminer.

On pouvait concevoir que la thyroïde agit sur le système nerveux et par son intermédiaire sur les tissus. Cette hypothèse avait pour elle, à première vue, la persistance de l'action de la thyroïde administrée pendant 24 heures seulement. Elle a contre elle la discordance entre l'action observée sur le système nerveux et celle observée sur les autres tissus ; la réaction extrêmement précoce des zones périphériques sensibles, la non-transformation du système nerveux dans des zones (renflement lombaire) correspondant à des régions d'accroissement intense.

Les observations diverses de Wintrebert sur le rôle du système nerveux dans divers phénomènes de croissance et de régénération chez le têtard, montrent aussi qu'il était à prévoir que son rôle dans

1. Cf. les observations de Pézard. *C. R. Ac. Sciences*, 1920.

cette affaire était minime. Des observations comme celles de Brissaud et Bauer montrent au contraire que ce serait plutôt le système nerveux qui serait le siège de phénomènes secondaires, et font penser que le développement qu'on observe dans certaines zones des centres, sont la conséquence et non la cause des phénomènes de développement des organes correspondants.

Remarquons d'ailleurs, que le transfert de l'action de la thyroïde à des régions spéciales du système nerveux, à l'exclusion des autres, ne ferait que déplacer les explications données plus haut sans y changer rien d'essentiel.

On pourrait penser que le phénomène est d'ordre purement nutritif : on observe assez généralement une congestion intense des zones qui prolifèrent après thyroïdisation, et *a priori*, on ne peut dire si ce phénomène est primitif ou secondaire. On doit, je pense, le considérer comme secondaire ; en effet, on ne voit pas habituellement qu'une congestion, même persistante, aboutisse jamais à une prolifération. D'autre part, les zones qui sont en voie de régression active comme l'ébauche génitale, la queue, sont parfois le siège d'une congestion aussi active que les zones qui prolifèrent. On se rend compte que, là aussi, le phénomène de congestion est probablement secondaire.

Dans le cas de l'intestin, on pourrait prévoir, et les préparations montrent d'une façon évidente que cette dégénérescence localisée aux cellules épithéliales change la proportion relative des éléments épithéliaux et musculo-conjonctifs, il était facile de comparer l'évolution de ce phénomène à celle de la multiplication. La courbe des variations du nombre de cellules musculo-conjonctives pour 50 cellules épithéliales (les calculs ont été faits sur 200) [graph. 5], montre que la proportion d'éléments mésenchymateux augmente au cours de la dégénérescence, pour subir une légère chute lorsque l'accélération de la multiplication épithéliale devient intense. L'augmentation est si brusque au début qu'elle ne paraît pas, autant qu'on en peut juger, être en corrélation seulement avec la dégénérescence des éléments épithéliaux. En fait,

le deuxième jour, on observe encore pas mal de figures de clivage dans les noyaux musculaires et je pense que la multiplication débute dans le muscle par des amitoses, des clivages, et que les mitoses n'interviennent qu'ensuite (1).

Il était logique de chercher s'il y a une prolifération active dans tous les organes qui se développent à la métamorphose ; je l'y ai constamment trouvée. Le *rein* prolifère activement *dans les segments les plus caudaux*, tandis que les segments les plus céphaliques dégénèrent. *La vessie* est le siège d'une prolifération active (fig. 8). Les *ébauches pulmonaires* sont littéralement criblées de mitoses. Mais ce sont des objets où la numération n'est pas commode et je n'ai pas fait le calcul exact. Le nombre des mitoses va d'ailleurs en s'accentuant jusqu'au 8e jour. Ces organes réagissent donc comme les extrémités des membres.

***

Au point de vue cytologique, la régression de l'intestin par thyroïdisation est intéressante à étudier.

Dès le début, les dégénérescences de cellules épithéliales par vacuolisation sont abondantes déjà. Les mitoses apparaissent en même temps dans toutes les cellules également. Le phénomène de multiplication est indépendant du phénomène de dégénérescence ; il y a des mitoses qui commencent dans des éléments qui sont nettement en voie de régression vacuolaire. Vers le 5e et 6e jour, les

1. Cette idée m'est inspirée par ce qu'on voit dans les cultures de muscle lisse, où au début, les amitoses sont nombreuses, et où les karyokinèses interviennent ensuite.

dégénérescences sont tellement abondantes que presque toutes les cellules superficielles en sont atteintes. Il semble que ce soit le gonflement par vacuolisation des éléments dégénérescents qui rejette vers la basale les élé-

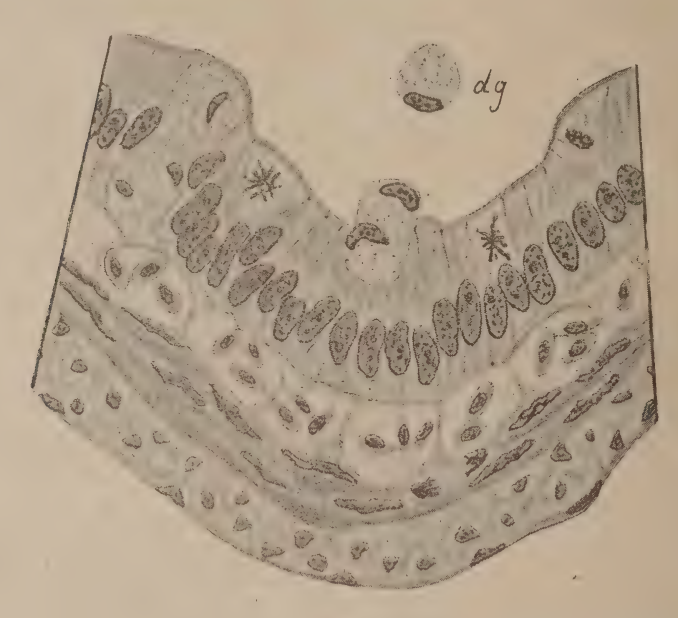


Fig. 4. — Début des dégénérescences dans l'intestin d'une larve de Rana temp. (même stade que fig. 1) thyroïdisée depuis trois jours. Ce dessin a été choisi dans un des endroits où les dégénérescences étaient le moins accentuées, car déjà à ce moment, il est des points où l'aspect est celui de la fig. 5 × 800 environ.

ments encore sains. Il n'est pas facile de suivre dans l'intestin le phénomène de formation des replis de l'épithélium et de la localisation des mitoses ; il est assez tardif (7e et 8e jour) et de plus assez inégal. Des zones diverses de l'intestin ne se conduisent pas de la même façon.

Du 6e au 8e jour, on voit les éléments dégénérescents se grouper en masses séparées par des travées dans lesquelles des cellules épithéliales aplaties prolongent la

couche épithéliale basale restée saine (fig. 5 et 6). A ce moment, la couche restée saine est symplastique, comme l'a vu REUTER. Les bandes de cellules aplaties marquent les régions qui seront les extrémités des replis de l'intestin adulte. Ils dégénèrent plus tard avec les masses qu'ils englobent. Notons que tous ces dégénérats ne sont pas rejetés : l'animal ne rejette plus d'excréments et il semble que les produits provenant de la dégénérescence soient résorbés.



FIG. 5. — État de l'intestin d'un têtard. (R. temp. stade ébauches pattes post. 1 mm.) thyroïdisé depuis 8 jours. Le muscle déjà bien développé continue à se multiplier activement. *dg* : éléments épithéliaux dégénérescents. Les éléments vivant encore se multiplient activement et commencent à s'organiser en replis. × 800 environ.

Les cellules en voie de régression s'arrondissent. Elles sont bourrées de granulations diversement colorables et de vacuoles. Leur noyau rejeté à la périphérie prend l'aspect d'un noyau de leucocyte. La grande masse des éléments est rejetée dans la lumière de l'intestin où elle semble digérée comme un aliment quelconque. A côté de cela, on observe, dans la couche symplastique, des images qu'on doit interpréter comme phagocytoses. Cette phagocytose est en tous cas le fait des cellules épi-

théliales et non des leucocytes. On n'observe pas de diapédèse et elle devrait être intense, étant donnée l'intensité et la rapidité du phénomène.

***

Parmi les organes qui réagissent activement, je citerai encore la langue (épithélium aussi bien que tissu conjonctivo-musculaire) des régions très limitées de la bouche, l'œsophage et la région gastrique. Le thymus paraît nettement excité par la thyroïde, au moins dans les premiers jours, il régresse à la fin, et paraît en somme se comporter comme nous verrons que fait le système nerveux.



Fig. 6. — Détail de la régression de l'intestin (5 jours) de thyroïdisation (Rana temp., état de la fig. 1) × 1.000.

Parmi ces objets peu favorables pour les numérations, il en est qui présentent des phénomènes cytologiques ou histologiques intéressants. En général, pour un organe donné (vessie, langue), on observe aussi bien les mitoses dans les divers tissus qui les constituent : épithélium ou conjonctif ou muscle, et il n'y a pas rupture de l'équilibre intertissulaire comme cela a lieu pour l'intestin, ainsi qu'il résulte des courbes (graph. 3, 4 et 5). Il n'y a cependant pas de mitoses dans

l'épithélium de régions buccales immédiatement voisines de la langue, par exemple.

La rupture de l'équilibre tissulaire local paraît être

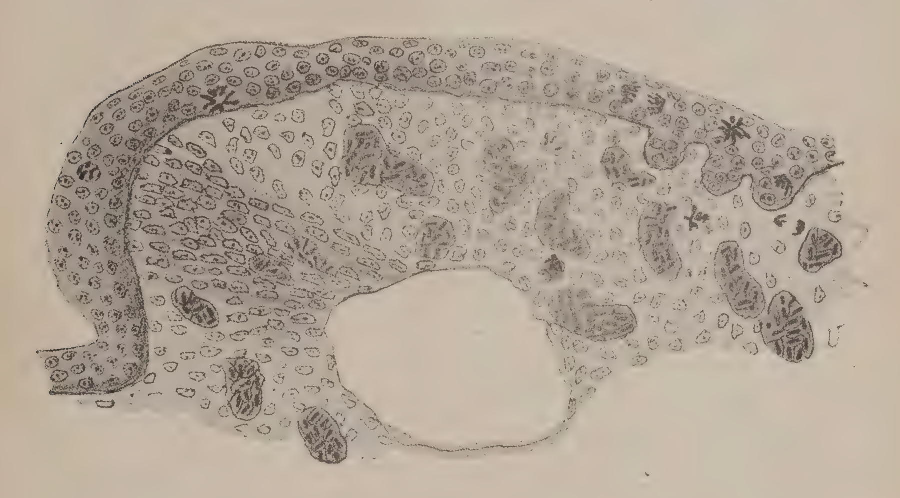


Fig. 7. — Ébauche de la langue d'un têtard de Rana temporaria (stade : bourgeon des pattes post. de 1 mm) thyroïdisé depuis 3 jours. Multiplication active de l'épithélium et du conjonctif, congestion intense (v. vaisseaux). Ces phénomènes ne préexistent pas chez les témoins. × 800 environ.



Fig. 8. — Ébauche vésicale chez un têtard de Rana temp. thyroïdisé depuis 5 jours (multiplication intense). Le volume de l'ébauche a sensiblement doublé par rapport aux témoins. × 800 environ. (Même stade que fig. 1.)

liée aux phénomènes de dégénérescence. L'intestin n'est pas le seul objet où l'on en observe : les ébauches pulmonaires en montrent aussi en grand nombre, ce qui n'em-

pêche pas la multiplication d'y rester très active comme dans le cas de l'intestin.

L'estomac présente un curieux phénomène, car la différenciation des culs de sacs glandulaires s'y produit au cours de la thyroïdisation. Chez les témoins, l'estomac

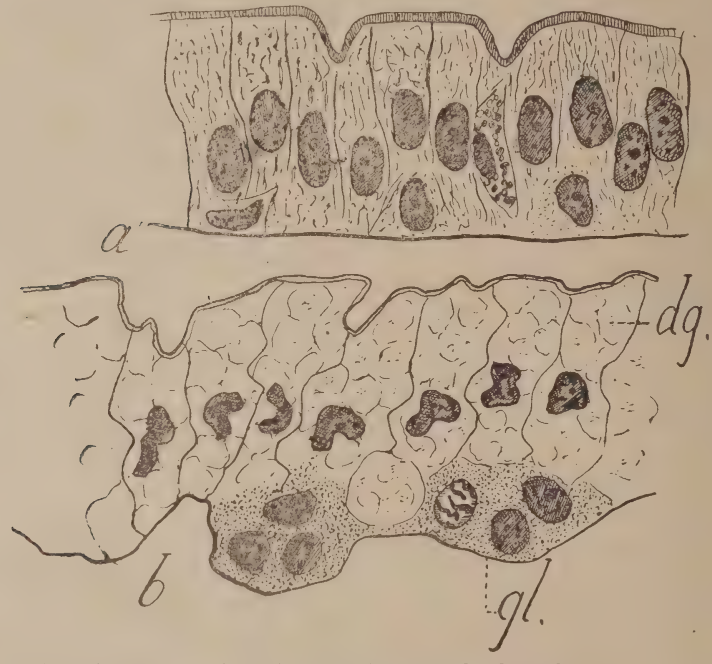


Fig — Transformation de la région gastrique par la thyroïdisation. *a* : région gastrique d'un témoin. *b* : d'un têtard thyroïdisé depuis 3 jours. L'ébauche des glandes est nettement différenciée du reste de l'épithélium qui dégénère.

est à peine distinct de l'intestin. On y trouve cependant un certain nombre de cellules basales entre les pieds des cellules épithéliales. On y observe aussi une tendance de l'épithélium à former des replis. Après la thyroïdisation, presque toutes les cellules épithéliales se vacuolisent et dégénèrent, tandis que les cellules basales se multiplient activement. Dès le début, elles se groupent en amas qui

seront des ébauches de glandes. Il est certain que de nouvelles générations de cellules nées de ces ébauches se vacuolisent à leur tour, car on en voit toujours des couches épaisses se superposer en dégénérant vers la cavité de l'estomac, tandis que vers le muscle les bourgeons épithéliaux progressent en se multipliant de plus en plus activement. On observe en somme, sous l'influence de la thyroïde, la formation des ébauches des glandes gastriques et leur développement actif (fig. 9 à 11).



Fig. 10. — État des glandes gastriques, même série que la fig. 1, mais après 8 jours de thyroïdisation. Ebauches des glandes bien différenciées et en voie de multiplication active.

Cette observation m'a fait rechercher si, dans l'intestin, les phénomènes que j'ai signalés ne seraient pas dus au développement d'une catégorie particulière d'éléments. Je n'ai rien vu de semblable et d'ailleurs, si l'examen des figures montre que, dans la région gastrique ce sont les noyaux basaux qui se multiplient surtout, on ne peut affirmer que les autres éléments n'interviennent pas.

***

Étant donnée l'action connue de la thyroïde sur le développement nerveux, il y avait lieu de se demander si le systèmenerveux se modifie. On pouvait prévoir deux



Fig. 11. — État de la région gastrique après 8 jours de thyroïdisation (série de la fig. 1) × 200 environ.

choses comme possibles, d'après ce que l'on sait du développement du système nerveux : soit une multiplication des éléments, soit une complication de leur forme. J'avais pensé tout d'abord à la probabilité du second phénomène, et j'ai eu recours à la méthode de Golgi, en m'en tenant particulièrement à la moëlle lombaire, où je pensais pouvoir trouver quelque chose, étant donné le développement net des pattes postérieures au cours de la thyroïdisation.

Mes préparations n'ont pas été suffisantes et suffisam-

ment comparables pour éclairer la question; toutefois, sur les préparations ordinaires, on n'observe pas, même à un examen très attentif, de modification sensible dans les cellules du renflement lombaire. Au contraire, dans

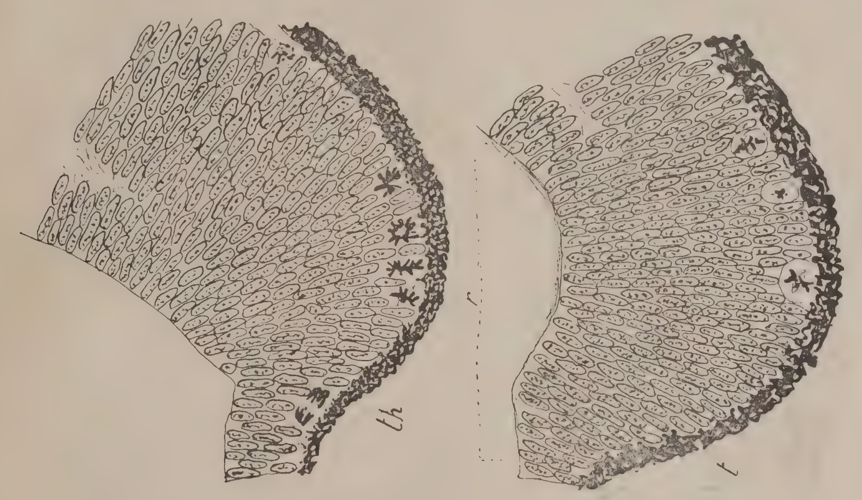


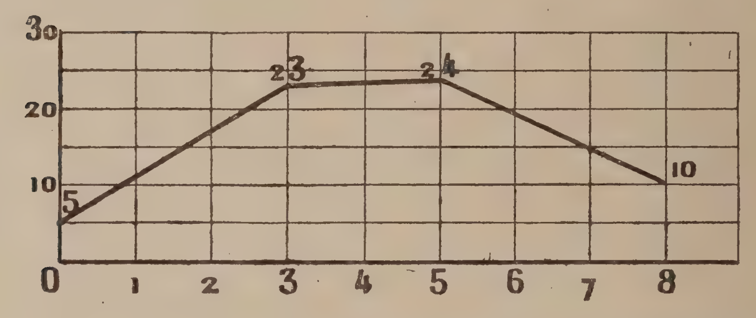
Fig. 12. — Comparaison de l'ora serrata d'une rétine d'un témoin *t* et d'un têtard thyroïdisé depuis 5 jours *th*. *r* : région où les numérations ont été faites.

les têtards thyroïdisés de 2 à 5 jours, on observe nettement une multiplication mitotique bien plus active que chez les témoins des éléments péri-épendymaires de l'encéphale. Seulement, cette multiplication *ne dure pas jusqu'à la fin*, de plus elle ne s'observe pas partout, mais par *zones nettement localisées*. C'est surtout dans l'encéphale qu'elle est évidente. Il y aurait certes un gros intérêt à déterminer dans quelles régions exactes, dans quels noyaux moteurs et sensitifs cette prolifération se localise (1), mais je n'ai pas encore eu le temps de le faire.

1. Il est probable, puisque, comme nous le verrons, c'est bien une métamorphose brusquée qu'on obtient par la thyroïde, que les noyaux qui se développent brusquement correspondent aux fonctions nerveuses caractérisant la vie terrestre par rapport à la vie aquatique.

La moëlle, les ganglions spinaux ne prolifèrent guère ou pas. Certaines zones de l'encéphale sont, après thyroïdisation, très chargées de pigment. On peut dire aisément que c'est un signe de dégénérescence, mais cela est plus facile à dire qu'à démontrer, et d'autres faits montrent qu'on doit à cet égard garder la plus prudente réserve.

L'inhomogénéité complète du phénomène de prolifération dans les centres nerveux, jointe à la difficulté



GRAPHIQUE 6. — Evolution du coefficient mitotique au cours de la thyroïdisation, dans l'ora serrata de la rétine. Courbe établie avec les nombres de mitoses pour 1 000 cellules comme les précédentes.

extrême qu'on a à retrouver sur les coupes les régions exactement correspondantes, était un obstacle presque absolu à l'élaboration d'un graphique qui ait quelque valeur, mais j'ai remarqué que la rétine antérieure participe à la prolifération (fig. 12) et là, en prenant quelques précautions, on pouvait se livrer à des calculs suffisamment exacts. J'ai compté les noyaux depuis la rétine irienne jusqu'à la région où la couche de noyaux se subdivise en deux couches correspondant respectivement aux noyaux des cônes et cellules bipolaires. Je laisse ainsi de côté un certain nombre de mitoses situées plus en arrière, mais

comme il est impossible d'avoir un autre point de repère, j'ai dû me contenter de celui-ci.

La courbe obtenue est caractérisée par une ascension brusque au début, un plateau du 3e au 5e jour, et une chute nette du 5e au 8e. C'est en somme la caractéristique essentielle de ce qu'on observe aussi dans l'encéphale (graph. 6).

La *période d'ascension est caractérisée par un parallélisme net, avec les courbes de vitesse de croissance des autres organes* qui sont sensiblement parallèles entre elles. Mais la *discordance est des plus nette à partir du 3e jour*, et cela est contraire, au moins à première vue, à l'idée que la croissance des extrémités se fait en liaison avec le développement du système nerveux.

***

Nous venons d'étudier les principales zones qui sont excitées par l'extrait thyroïdien. Il en est d'autres qui ne réagissent nullement. La queue est tout à fait inerte. Dans l'épithélium, le coefficient mitotique, normalement peu élevé, tombe rapidement à zéro et s'y maintient. L'ébauche génitale ne réagit pas non plus. Dans l'ébauche mâle, on peut tenter une numération des mitoses. Leur chiffre baisse du commencement à la fin de l'action de la thyroïde, mais c'est surtout du troisième au huitième jour que la chute est nette. Cela aboutit d'ailleurs au huitième jour non seulement à l'arrêt de multiplication, mais à la dégénérescence totale des gonocytes. Ceci est encore plus net dans l'ébauche femelle, déjà plus grosse au moment où les têtards ont été mis en expérience, et où tous les œufs dégénèrent (fig. 13).

Le foie, le pancréas, par exemple, ne sont non plus le siège d'aucune prolifération.

Nous acquérons donc ici cette notion importante, à savoir que, *s'il y a des tissus qui réagissent activement à l'action de l'extrait thyroïdien, il en est d'autres qui sont vis à vis de lui tout à fait passifs.* L'action des principes thyroïdiens est donc nettement *élective.*

Nous pourrions préciser de manière curieuse cette

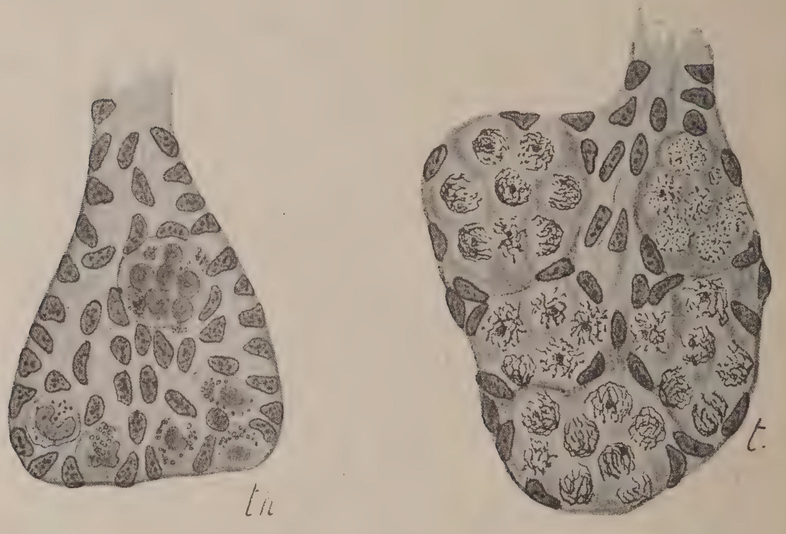


Fig. 13. — Comparaison de l'ébauche génitale de têtards de Rana temp. : stade éb. memb. post. 1 mm normaux (fig. *t* : témoin) et thyroïdisé depuis 8 jours (*th*) : dessinés exactement dans les mêmes conditions optiques × 1.000 environ. On voit en *th* la régression totale des gonocytes dont l'histolyse est presque achevée.

électivité en étudiant par exemple la peau des diverses régions du corps. J'ai déjà signalé le fait que le rein prolifère dans sa partie postérieure, tandis qu'il dégénère dans sa partie antérieure. En dehors des extrémités des membres, il y a des zones cutanées qui sont activées par l'action de la thyroïde : bord de la lèvre inférieure, région

de la langue. Chez le jeune têtard, qui n'avait pas d'ébauche de glandes cutanées, la peau du dos et du ventre n'ont pas réagi. On y trouve encore bien des

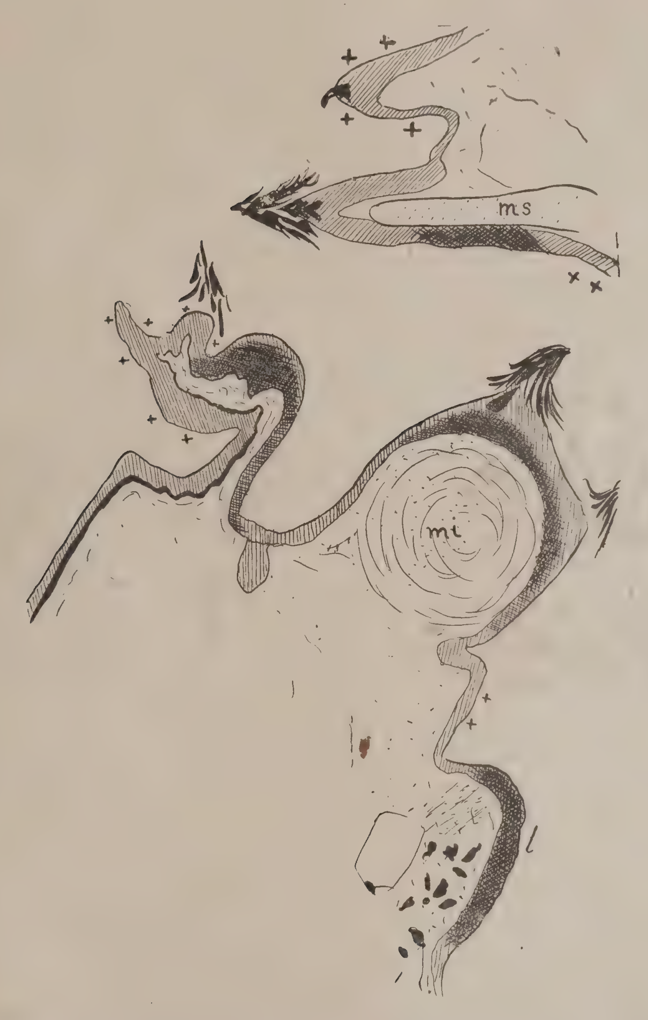


Fig. 14. — Schéma de la répartition dans la région buccale des zones épithéliales excitées par la thyroïdisation (en foncé) ou des zones inertes (en clair). Coupe sagittale : 3 jours de thyroïdisation. Les signes + + marquent les régions où les figures de cytolyse sont nombreuses. *ms* : maxillaire supérieur ; *mi* : maxill. inférieur ; *l* : langue.

mitoses dans les premiers jours, mais elles sont moins nombreuses qu'à l'état normal. A partir du cinquième jour, les mitoses cessent et l'épithélium dégénère comme celui de la queue. On y trouve alors toutes les images de

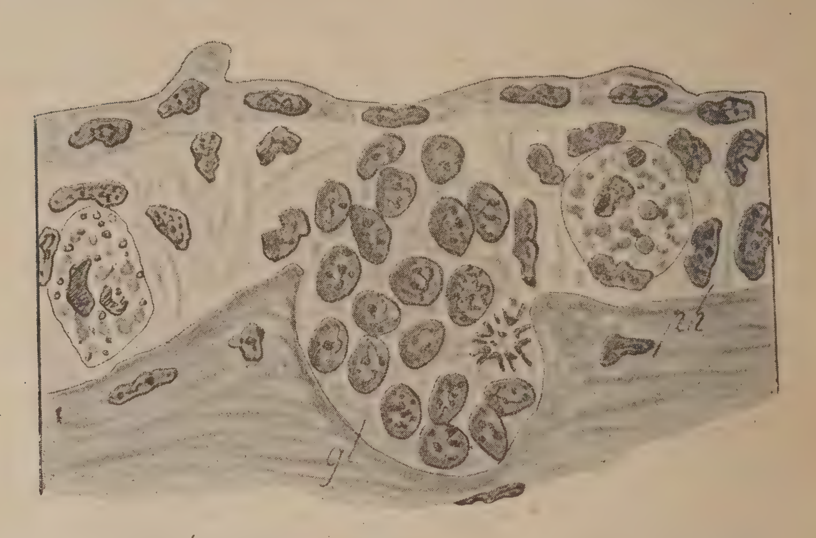


Fig. 15. — Ebauche d'une glande dans la peau du dos d'un têtard un peu plus évolué que ceux ayant servi aux séries principales, après 3 jours de thyroïdisation. *gl* : glande réagissant à la thyroïde ; *ph* : phagocytes × 1.000 environ,

dégénérescence qui ont été décrites par les auteurs lors de la régression de la queue à la métamorphose.

Il y a dans la peau une curieuse répartition des zones sensibles ou non à l'action de la thyroïde. Cela est net au niveau de la bouche et explique les régressions qui s'y produisent (schéma fig. 15). Il faut remarquer à propos de la bouche que le bec et les dents cornées de la larve ne semblent que secondairement atteints, ils tombent par dégénérescence ou par prolifération des couches profondes de l'épithélium situé au dessous d'eux, car les zones réagissantes sont réparties dans la peau sans relation avec ces organes. Au début, on observe

au niveau du bec une tendance à la régénération de substance cornée, mais cela s'arrête vite. On comprend l'importance et le rôle de cette répartition des zones actives dans les transformations dont la bouche est le siège, lors de la thyroïdisation comme lors de la métamorphose.

J'ai thyroïdisé des têtards âgés, plus proches de la métamorphose que ceux qui servent de base à ma description. Ceux-là ont des ébauches de glandes cutanées déjà reconnaissables. Ces ébauches de glandes réagissent vivement à l'action de la thyroïde, alors que les zones intermédiaires sont absolument inertes (fig. 15). On observe d'ailleurs des ébauches de glandes à la face dorsale de la tête sur les animaux qui m'ont servi couramment et elles présentent le même phénomène ; mais ce qui me paraît devoir être retenu, c'est *qu'une région donnée de la peau se montre à un stade jeune totalement insensible à la thyroïdisation, et qu'à un stade plus avancé on y trouve des zones sensibles*. Nous assistons donc au développement de la sensibilité et nous acquérons cette notion que cette sensibilité ne préexistait pas de tout temps.

***

De très bonne heure, toutes les zones qui ne réagissent pas montrent des dégénérescences plus ou moins marquées.

D'une façon générale, les régressions n'apparaissent que vers le 4e jour, et c'est aussi à ce moment que commencent à apparaître à l'œil nu les transformations caractéristiques de la thyroïdisation, notamment la régression de la queue.

Quelle cause pouvons-nous donner à ces dégénérescences? Si elles étaient dues à l'action directe de la thyroïde, elles seraient précoces comme la prolifération cellullaire. On peut donc éliminer cette influence directe.

On ne peut guère admettre pour les mêmes raisons qu'elles soient dues à une excitation du métabolisme par

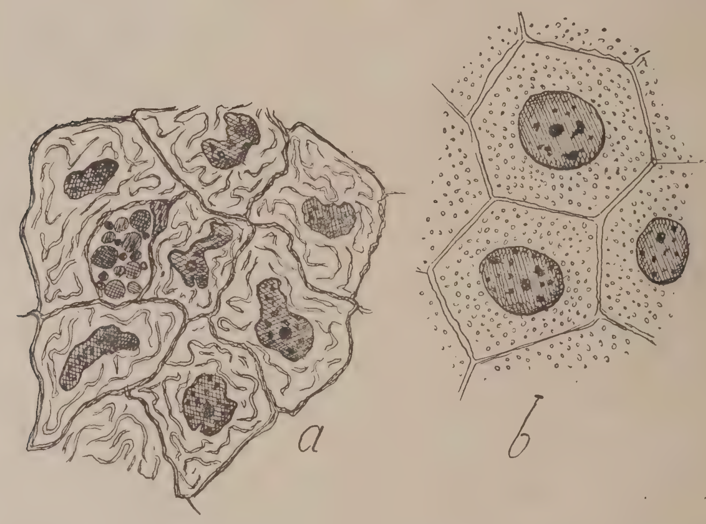


Fig. 16. — Coupes tangentielles de la peau de la queue après 3 jours de thyroïdisation. *a* : couche *b* profonde; : couche superficielle. Début de la dégénérescence.

les substances thyroïdiennes, plus particulièrement du catabolisme préexistant des tissus.

On est amené par l'aspect même du phénomène à considérer que c'est là *un phénomène secondaire*.

Il importe ici de remarquer qu'étant donnée la rapidité de régression de l'intestin, l'animal thyroïdisé se trouve dès le deuxième jour en état de jeûne total. C'est dans ces conditions de jeûne absolu qu'il doit fournir à la prolifération intense des zones activées par la thyroïde. Il est donc nécessaire que *ces zones se nourrissent aux*

dépens du reste de l'organisme. Cela explique suffisamment les dégénérescences qu'on observe et la mort finale de l'animal. Les images histologiques sont tout à fait favorables à cette idée. Les zones qui ne prolifèrent pas sont, chez les têtards thyroïdisés depuis 4 à 8 jours, d'un aspect tout à fait squelettique. Le cytoplasme surtout est réduit à l'état de filaments séparés par des zones incolo-



Fig. 17. — Etat du foie chez un témoin (*t*) et chez un têtard thyroïdisé depuis 8 jours (*th*). On voit une régression des cellules hépathiques marquée surtout autour des voies biliaires. La raison de cette localisation reste aseez mystérieuse × 400 environ.

rables qui paraissent vides. Cela s'observe bien dans toutes les zones cutanées, non excitées par la thyroïde (fig. 16, 18), dans le pancréas. Le foie paraît aussi vidé chez les animaux thyroïdisés depuis plusieurs jours, il a pris un aspect tout particulier (fig. 17 et 17bis).

Je n'ai d'abord pu interpréter sûrement ces images, mais j'ai établi des préparations comparatives de têtards normaux sévèrement émaciés, et j'ai obtenu chez eux les mêmes images. Elles s'accentuent au même degré que

chez les animaux thyroïdisés, chez le têtard mis à jeun (fig. 21), lorsqu'intervient la métamorphose normale. Au contraire, chez les têtards bien nourris, lors de la métamorphose normale, on observe seulement une indication de ce phénomène dans la peau, et il n'est accentué que dans la queue ; mais il l'est bien moins encore que chez l'animal amaigri ou thyroïdisé. C'est donc bien *une inanition intense causée par l'appel de substances aux régions activées par la thyroïde, coïncidant avec l'absence d'absorption alimentaire qui est la cause des dégénérescences observées*. Cela explique que ces dégénérescences s'accentuent rapidement à la fin. Dans les premiers jours, il y a encore dans le sang, le foie, les organes de réserve de quoi fournir à la prolifération des zones actives ; tant que tout cela n'est pas épuisé, il n'est pas fait appel

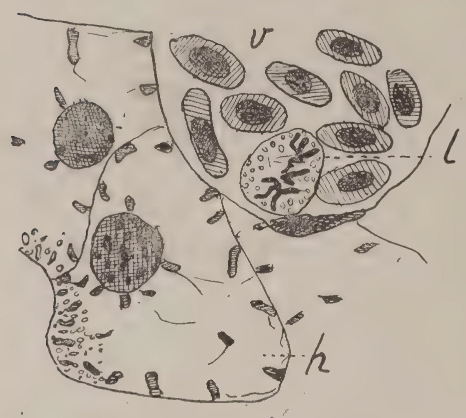


Fig. 17bis. — Etat des mitochondries de la cellule hépathique dans le foie d'un têtard thyroïdisé depuis 8 jours. Cet état est tout à fait comparable, à celui qu'on observe chez les animaux très émaciés, sauf l'existence ici d'une mitose dans un leucocyte : *l*, ce qui est d'ailleurs un hasard assez exceptionnel. × 1000.

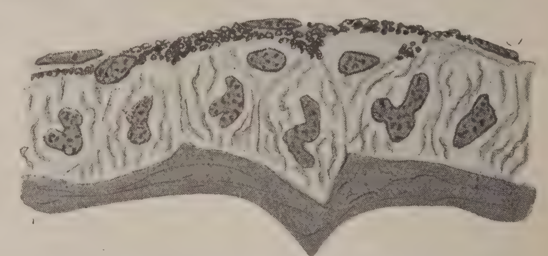


Fig. 18 — Peau du dos d'un têtard de Rana temporaria (stade : bourgeon des pattes postérieures de 1 mm) thyroïdé depuis 5 jours. Contraction des cellules de la couche profonde de l'épithélium. Début d'altération des noyaux × 1.200 environ.

aux réserves des tissus essentiels qui ne sont mobilisées qu'en dernier ressort. Une fois qu'elles commen-

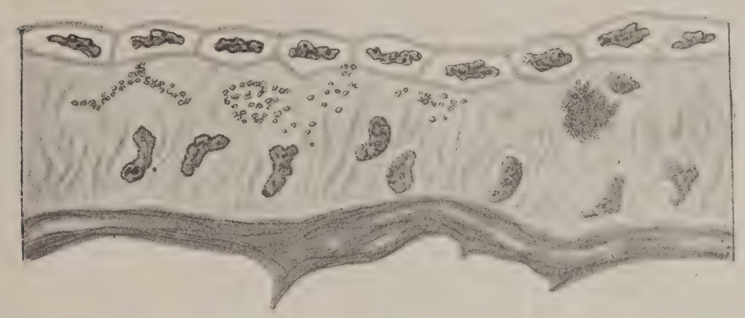


Fig. 19. — Etat de la peau d'un têtard de Rana temp, profondément émacié par un jeûne persistant. Comparer cet aspect à la fig. 18.

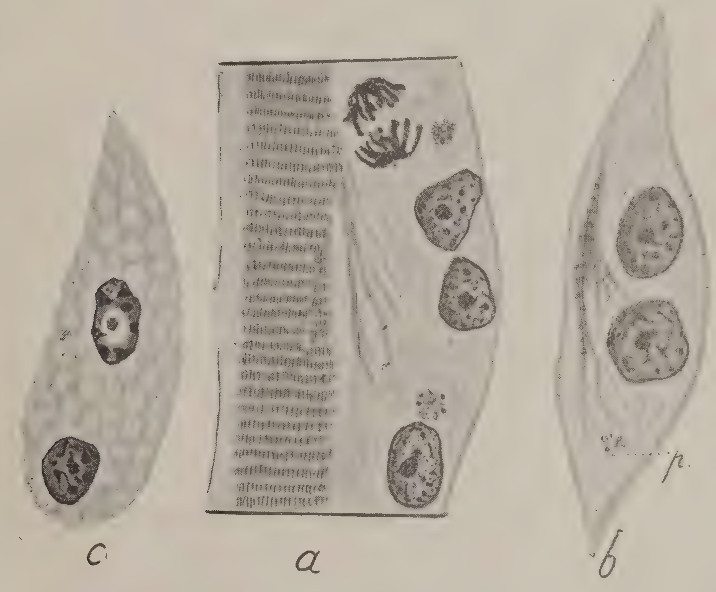


Fig. 20. — Sarcolyse dans la queue après 8 jours de thyroïdisation. Série de la fig. 1. Coupes longitudinales. *a* : gonflement du sarcoplasme avec multiplication des noyaux et une mitose (ces mitoses sont d'ailleurs très rares) ; *b* : sarcolyte renfermant des débris de myofibrilles et un amas de pigment : *p* ; *c* : sarcolyte en voie de dégénérescence vacuolaire avec un noyau karyolytique.

cent à l'être, le phénomène s'accentue vite, car, d'une part, la prolifération devient toujours plus intense

comme le montrent les graphiques, et, d'autre part, le nombre des cellules en voie de multiplication augmente constamment et rapidement, par cette prolifération même ; elle suit une progression géométrique lorsque la vitesse de multiplication suit une progression arithmétique. C'est probablement ce qui explique que certaines zones (comme celles de la rétine), qui ont commencé à croître dès le début, cessent de se multiplier et ralentissent leur multiplication vers le moment où cet état d'inanition apparaît. Leur multiplication est arrêtée par l'inanition comme elle l'est (ainsi que j'ai pu le vérifier) chez le têtard mis au jeûne complet.

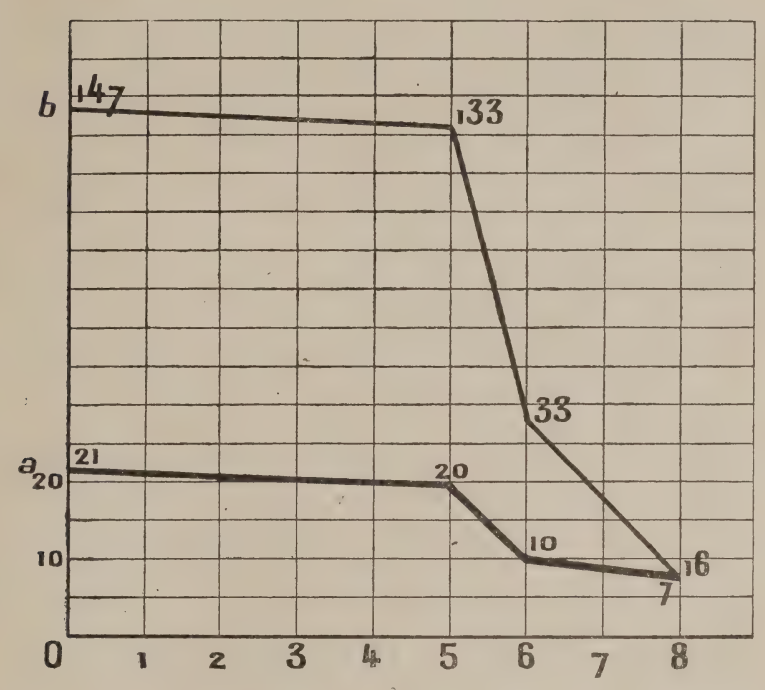


Fig. 21. — Sarcolyse dans la queue après 8 jours de thyroïdisation. Série de la fig. 1.

***

L'examen attentif de la marche des régressions montre qu'il en est bien ainsi. On peut assez facilement et sans trop d'erreur établir la courbe de régression de la queue (phénomène macroscopique) en mesurant aux divers temps

la longueur, l'épaisseur et la largeur et en la ramenant à une pyramide. On constate alors que la régression n'est sensible que du 5e au 6e jour, et qu'alors elle s'accentue rapidement. (Je ne pense pas qu'on doive tenir grand



GRAPHIQUE 7. — *a* : courbe des longueurs de la queue au cours de la thyroïdisation En ordonnées : mm = 1 mm de longueur de queue. *b* : courbe établie en volume de la queue ramenée à une pyramide (ce qui est évidemment très approximatif en ordonnées ; 2 mm = 1 millimètre cube de volume. Comparer ce graphique avec ceux de fig. 6 et 8.

compte des mouvements de la courbe pendant la descente à cause des erreurs considérables dans l'appréciation du volume de la queue. La longueur est aussi un élément incertain à cause de la forme de la queue plus épaisse à la base.)

L'ébauche génitale ne réagit pas du tout à l'extrait

thyroïdien et elle montre au bout de peu de temps des dégénérescences.

Swingle a montré déjà et j'ai vérifié que l'inanition produit une régression des gonades. Par contre il a observé que dans la métamorphose par thyroïdisation les glandes génitales n'étaient pas modifiées. Cela est en contradiction formelle avec mes observations. La contradiction s'explique parce que j'ai employé constamment des doses bien plus fortes que lui pour avoir une action maximale accentuant ainsi l'inanition qui était moins marquée dans ses expériences.

Dans l'ébauche femelle, les ovocytes dégénèrent alors brutalement en très grand nombre.

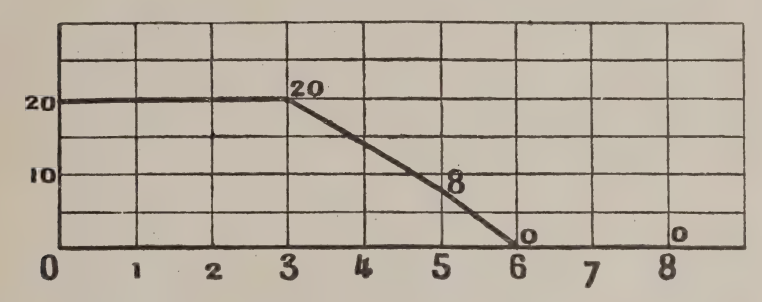
Il est plus commode de s'adresser pour numération des mitoses à l'ébauche mâle pour les raisons suivantes : il est délicat de faire dans l'ébauche femelle la distinction exacte entre les gonocytes indifférents et les ovocytes ; les derniers ne se multipliant plus, c'est une cause d'erreur dans les numérations. Les gonocytes indifférents sont d'ailleurs plus nombreux dans l'ébauche mâle que dans l'ébauche femelle et l'expérience montre que, même alors, il est déjà très pénible de chercher sur les coupes successives la quantité de cellules nécessaires pour faire une numération ayant quelque valeur.

Les numérations montrent que la vitesse de multiplication des cellules sexuelles n'est d'abord pas influencée par la thyroïdisation et continue sensiblement telle qu'elle était auparavant. Puis, du 3e au 5e jour, cette vitesse diminue ; puis très vite la multiplication cesse puisque les dégénérescences sont à partir du 6e jour tellement intenses que les gonocytes disparaissent rapidement.

Si l'on compare entre elles la courbe de multiplication

de l'ébauche génitale et celle de la rétine, on constate que le moment où la descente de la première est sensible correspond à celui où l'ascension de la deuxième s'arrête. Il est assez logique que la descente de la courbe du graph. 7 ne commence qu'un peu plus tard.

Si l'on compare enfin ces deux courbes à celle de la régression macroscopique de la queue, on constate que



Graphique 8. — Evolution du coefficient mitotique dans l'ébauche génitale mâle. Cette courbe n'est pas exactement camparable aux précédentes. Sont portées en ordonnées 1 mm : nombre de mitoses pour 4.000 cellules. (Il a été procédé ainsi à cause des nombres peu élevés de mitoses). A partir du 6e jour, il ne reste plus guère de gonocytes en bon état.

les arrêts de multiplication décelés cytologiquement précèdent de très peu les régressions visibles à l'œil nu. On constate encore que la régression macroscopique de la queue coïncide avec la période où la courbe de multiplication du système nerveux descend franchement. On saisit bien ainsi l'interrelation de ces phénomènes : cette relation s'explique suffisamment par leur dépendance d'un même phénomène primitif : l'inanition causée par la régression de l'intestin et accentuée par l'active multiplication des zones sensibles.

***

La cytologie de ces zones dégénérescentes fournit quelques renseignements intéressants. D'une manière générale, le cytoplasme des cellules paraît se vider et les appareils différenciés : tonofibrilles dans les cellules épidermiques, mitochondries dans les cellules glandulaires, deviennent plus évidents. Dans le foie, les mitochondries sont devenues larges et courtes, facilement visibles avec une fixation ordinaire. On observe exactement les mêmes images chez les animaux mis à jeun et jusqu'au 3e et

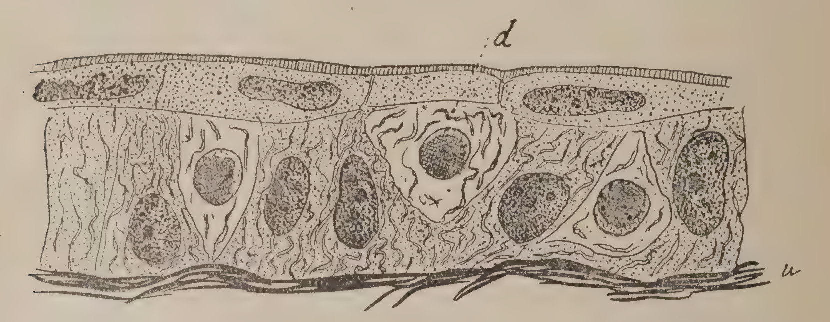


Fig. 22. — Coupe de la peau du dos après 5 jours de thyroïdisation. Début des dégénérescences : *d*.

4e jour de thyroïdisation, on ne peut distinguer les images de régression de celles du jeûne. Le noyau reste intact, à peine tend-il à se plisser. Dans les cellules épithéliales, à partir du 5e jour, les images de régression sont plus accentuées que dans les animaux témoins mis au jeûne prolongé. Les images de phagocytose dans l'épithélium et de sarcolyse dans divers muscles augmentent de nombre. Des éléments arrondis, bourrés de granulations, se rencontrent dans les régions dégénérescentes de l'épithélium. On y trouve un noyau périphérique et des enclaves

diverses : pigment, résidus nucléaires, boules de nature indéterminable. Souvent une seule sphérule renferme les débris de trois ou quatre cellules épithéliales encore reconnaissables. Après un examen attentif, je n'ai pu être convaincu que ces phagocytes sont d'origine hématogène ; ils ne le sont au moins pas tous, et il y en a probablement très peu qui soient des leucocytes. Certains d'entre eux ont peut-être pour origine les cellules pigmentaires intra-épithéliales, car, dans les premiers jours, on en voit quelques-unes s'arrondir et on rencontre ensuite certains phagocytes très chargés de pigment. Cela n'est d'ailleurs pas une démonstration.

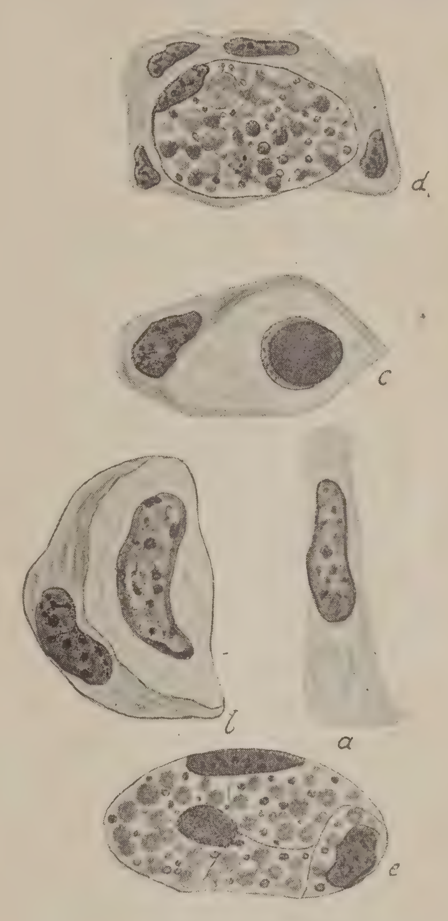
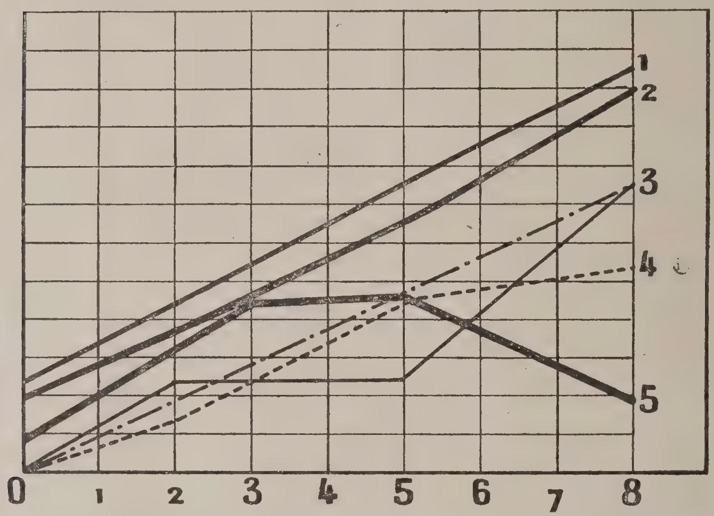


Fig. 23. — Genèse des cellules histolytiques granuleuses de la peau. *a b c d e* : stades sensiblement successifs. Le stade *e* semble formé par la confluence de plusieurs éléments du type *d*. La présence en *b* et *c* de fibrilles caractéristiques montre que ces éléments sont d'origine épithéliale.

Je pense que la plupart de ces phagocytes sont des cellules épithéliales transformées. Je sais que cette opinion paraîtra paradoxale, étant donné le dogme accepté généralement de l'origine leucocytaire des phagocytes. Il faut d'ailleurs

remarquer que ce n'est qu'un dogme basé surtout sur des arguments d'autorité.

Dans les cultures de tissus, on voit constamment, et j'ai signalé maintes fois, que des éléments d'origine quelconque peuvent être phagocytes et là on peut avoir la



GRAPH. 9. — Comparaison des diverses courbes examinées précédemment. 1 : Peau des pattes antérieures. 2 : Peau des pattes postérieures. 3 : Epithélium intestinal. 4 : Muscle et conjonctif de l'intestin. 5 : Ora serrata : le trait pointillé joint le point de départ de la courbe 3 à son point d'arrivée pour supprimer l'accident dû aux dégénérescences. Remarquer que ces courbes sont sensiblement parrallèles, y compris celles de l'ora serrata pendant sa période d'ascension.

certitude qu'on a éliminé les leucocytes. Il existe de très sûres observations de phagocytose par des éléments épithéliaux : épididyme, canal déférent, cellules de Sertoli (Bouin, Regaud, moi-même et de très nombreuses vérifications).

Il ne paraît pas douteux qu'on doive considérer comme des éléments épithéliaux les cellules claires et arrondies des dégénérescences de l'intestin (fig. 6) et l'analogie

avec les cellules observées dans l'épithélium cutané s'impose à l'esprit. Si les leucocytes devaient fournir à la très abondante phagocytose observée dans le cas de la thyroïdisation, on devrait trouver une multiplication extrêmement intense de ces éléments : or, cela ne se voit pas. Il y a bien, à vrai dire, des mitoses dans les leucocytes, mais très peu. J'ai comparé les animaux thyroïdisés avec des têtards renourris après un jeûne prolongé. La multiplication des leucocytes et en général des éléments du sang, est bien plus active dans le second cas que dans le premier. Enfin, on n'observe pas de diapédèse des leucocytes plus active dans les régions de la peau qui dégénèrent que dans celles qui se multiplient. On observe au contraire une vaso-dilatation intense dans ces dernières et on ne la retrouve pas dans les régions en régression.

***

Essayons maintenant de nous expliquer pourquoi les zones sensibles réagissent et comment elles le font. Pour cela il faut comparer le mode de réaction des diverses régions.

Nous voyons (graph. 9) que les courbes de croissance sont sensiblement parallèles entre elles. Pour celles (épithélium intestinal) qui présentent des accidents, on observe ensuite une ascension compensatrice, de telle sorte que, si l'on joignait le point de départ au point d'arrivée, pour supprimer théoriquement l'accident intervenu, on rétablirait un parallélisme remarquable avec les autres courbes. Cela peut se traduire de la façon suivante : *l'extrait thyroïdien imprime une même*

accélération à la vitesse de croissance des divers tissus qui lui sont sensibles.

Les tissus qui réagissent seulement au début (rétine) montrent tout d'abord une ascension de la vitesse de multiplication parallèle à celle des autres tissus sensibles.

Il est un fait très remarquable : c'est que l'action de la thyroïdisation sur les zones sensibles est persistante et progressive, alors que la thyroïdisation n'a duré que vingt-quatre heures. Il faut donc que la substance activant la multiplication cellulaire ait été mise en réserve quelque part. L'idée qui vient naturellement à l'esprit est que la thyroïde de l'animal en expérience fixe et accumule la substance active. L'observation histologique n'est pas favorable à cette idée. Les coupes montrent que la thyroïde ne se multiplie pas après thyroïdisation, que la substance colloïde n'y devient pas non plus plus abondante que chez les témoins. Au contraire, chez les têtards en métamorphose normale, on trouve un corps thyroïde bien plus gros que chez les animaux du même lot qui ne sont pas en métamorphose (fig. 24), et cela indique bien que chez ceux-là, la métamorphose est due à l'action de leur propre corps thyroïde, tandis que chez les animaux en expérience, l'extrait thyroïdien semble avoir agi directement sur les tissus sensibles.

Ce qui le montre encore, c'est qu'*il n'y a pas de temps perdu* dans l'action de la thyroïde sur la croissance. Enfin, si les substances actives étaient mises en réserve par la thyroïde de l'animal en expérience, puis lancées ensuite régulièrement dans la circulation, on ne comprend pas pourquoi certaines zones sensibles (rétine, système nerveux) réagissent d'abord pour ne plus réagir par la suite.

La question ne peut cependant être tranchée avec certitude, mais il faut considérer comme possible que les



Fig. 24. — Comparaison de la thyroïde d'un animal de la série de la fig. thyroïdisé depuis 8 jours : *th*, et d'un têtard témoin du même lot, lorsque, 3 semaines environ après, se produira la métamorphose spontanée. Dessinés dans les mêmes conditions optiques. Les témoins de *th* tués en même temps ont une thyroïde exactement dans le même état. Je n'ai pas jugé utile de la figurer.

substances actives soient fixées par les zones sensibles elles-mêmes en quantité suffisamment surabondante pour

que leur activité ne s'épuise pas en huit jours (peau des pattes). On comprendrait alors comment d'autres zones (système nerveux) pourraient en fixer un peu, mais assez peu pour que la provision soit consommée en quelques jours.

***

Je voudrais insister enfin sur un des faits cardinaux qui ressortent de cette étude et essayer de l'analyser : je veux dire la sensibilité *élective* à l'action de la thyroïde de certaines zones à l'exclusion des autres. Il est inexact de dire que des *tissus* sont sensibles ou non. Ce qui est sensible, c'est une *zone* bien déterminée, mais *histologiquement complexe*. Ainsi, dans l'extrémité des membres, tout se multiplie : épithélium, conjonctif, cartilage, et les augmentations de la vitesse de multiplication sont parallèles et à peu près concomitantes dans ces divers tissus. Dans la partie postérieure du rein, la prolifération s'observe aussi bien dans les tubes rénaux que dans le tissu conjonctif interposé, tandis que dans la partie céphalique, le tissu conjonctif ne se multiplie pas. Dans l'œil, les cellules de la cornée se multiplient dans les mêmes conditions que celles de la rétine.

La multiplication de la cornée persiste d'ailleurs un peu après que les mitoses se ralentissent dans l'ora-serrata ; il y a ici un retard. Ce retard, sensible aussi pour le tissu mésenchymateux des extrémités comparé à l'épithélium, donne l'impression que certains phénomènes de multiplication sont secondaires ; l'exemple de l'œil montre bien comment on pourrait comprendre cette action secondaire, puisqu'on connaît un peu l'interrelation des divers composants de l'œil (Uhlenhuth).

Ce qui agit dans l'extrait thyroïdien, c'est, comme on

sait, l'iode thyroïdien, c'est à dire une substance chimique, fort complexe il est vrai, mais nettement déterminée (JENSEN). Il est logique d'admettre que, si cette substance chimique agit électivement sur certaines régions, c'est que les cellules de celles-ci renferment, à l'exclusion des autres, *une substance réceptrice par l'intermédiaire de laquelle ou sur laquelle agit l'hormone.* Ce récepteur peut d'ailleurs n'être pas une substance au sens de la chimie, la *propriété réceptrice* peut être due à une structure physique ou moléculaire, ou cytologique particulière, ou à la présence d'un groupement chimique donné dans une molécule, mais le mot de récepteur ou de *sensible spécifique* garde sa valeur dans ces diverses hypothèses.

Ce récepteur n'est pas réparti en raison de la structure histologique, il est réparti par régions à travers les divers tissus, soulignant ainsi dans l'organisme des *différences régionales qui s'opposent aux différences tissulaires* que les histologistes sont habitués à considérer comme capitales.

Or, ces différences régionales jouent un rôle important dans les phénomènes du développement. Tous les phénomènes de croissance apparaissent dès le début de la vie embryonnaire, commandés par elles avant et après les différenciations tissulaires.

Dans l'hypothèse formulée plus haut, à savoir que l'hormone thyroïdienne est fixée par les tissus sensibles eux-mêmes, il est difficile d'admettre que la substance sensible se confonde avec la propriété de fixer l'hormone, on ne comprendrait plus que celle-ci imprimât par ce procédé une accélération constante à la croissance ; son action devrait aller au contraire en décroissant. Ces deux notions doivent rester d'autant plus distinctes que l'idée de fixation locale est une simple

hypothèse, tandis que l'idée de sensible spécifique est la traduction littérale des faits.

Je me suis demandé alors si la présence de cette sensible imprimait aux cellules des régions où elle existe un caractère particulier, non qu'on puisse espérer « la voir »,



FIG. 25. — Limite de la peau réagissante de la patte antérieure et de la peau inerte et en voie de régression de la poche branchiale. On voit en *l* une transition brusque. × 300 environ.

mais parce qu'il se peut que sa présence imprime au chimisme cellulaire un caractère qui se traduise par un aspect histologique spécial.

En fait, pour un tissu donné, on distingue aisément la zone sensible de celle qui ne l'est pas. Sur les préparations d'animaux thyroïdisés, au niveau des pattes antérieures, l'épithélium qui réagit se montre constitué par des cellules à cytoplasma dense, finement granuleux, d'aspect foncé, tandis que l'épithélium qui ne réagit pas est clair; les cellules y ont un cytoplasme fibrillaire. La

transition entre les deux épithéliums est nette et brusque (fig. 25). Dans le tissu mésenchymateux sous-jacent, le cytoplasme des zones active et inerte présente des différences de même ordre.

Dans l'épithélium, ces différences préexistent à la

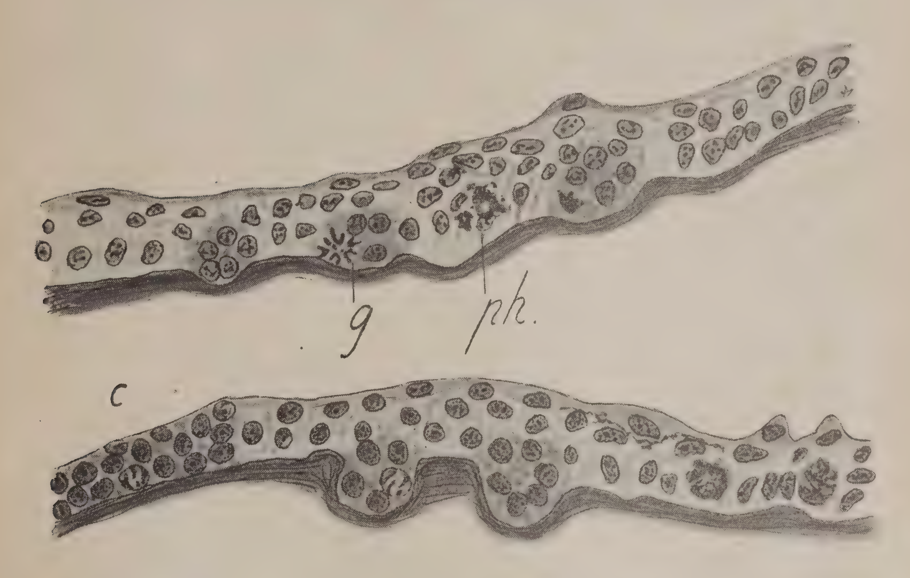


Fig. 26. — Epithélium de la peau du dos de la tête d'une larve de la série de la fig. 1 (coupe prise depuis l'œil jusqu'à la partie médiane). Les deux dessins se suivent la portion inférieure étant à la gauche de la portion supérieure. *c* : Cornée (elle réagit à la thyroïde). *g* : Ebauche de glandes cutanées. *ph* : Phénomène de phagocytose ou de cytolyse. Remarquer la différence nette d'aspect entre les zones réagissant ou non.

thyroïdisation, moins nettement marquées mais très appréciables, et d'ailleurs, chez les témoins, la prolifération est déjà plus active dans l'extrémité du membre. Il se peut donc que cet aspect particulier soit une conséquence de la prolifération sans en être la cause.

Ce fait et une série d'autres m'avaient d'abord induit à penser que la thyroïde agit en excitant la prolifération dans les zones où celle-ci était déjà active. Chez les

têtards mis à jeun, on voit, en effet, que la prolifération persiste dans l'extrémité des membres, alors qu'elle est arrêtée dans les autres tissus ; cela indique à cet endroit une tendance à croître indépendante de la thyroïdisation. Il faut penser, toutefois, qu'elle peut dépendre de la propre thyroïde de l'animal, qui est réduite mais non négligeable, et que la thyroïdisation ne fait que l'exagérer. Il n'y a rien de semblable dans l'intestin où la thyroïde agit de la même façon. On ne retrouve pas là de prolifération préexistante. Dans la glande génitale, où la multiplication préexistait, l'expérience l'a fait disparaître.

On ne retrouve pas non plus dans l'épithélium intestinal d'aspect rappelant celui de la peau des extrémités. L'idée d'un substratum cytologique général de la sensible me paraît donc devoir être abandonnée. Pour un tissu donné, on reconnaît généralement un aspect particulier de la zone sensible par rapport à celles qui ne le sont pas, mais on ne saurait donner un caractère valable pour tous les tissus autre que le résultat même : l'augmentation expérimentale de la prolifération.

L'idée généralement adoptée que la thyroïdisation agit sur les têtards en activant le métabolisme général (Jensen, Gudernatsch, Uhlenhuth, Lenhardt), me paraît donc devoir être abandonnée. La thyroïde a une action localisée bien spécifique sur la vitesse de multiplication cellulaire. On ne conçoit guère évidemment, en présence des faits connus de la biologie cellulaire, que la vitesse de prolifération augmente sans que le métabolisme des régions sensibles soit considérablement accéléré. Mais là encore, il faudrait savoir lequel des deux phénomènes est primitif et tient l'autre sous sa dépendance. La phy-

siologie de la mitose est trop mal connue pour que nous puissions trancher une telle question, mais il me paraît avantageux de substituer l'idée claire de l'accélération de la multiplication à celle plutôt vague de l'activation du métabolisme. Les auteurs cités ont d'ailleurs eu cette idée à cause des expériences d'ordre physiologique qui montrent en effet le rôle important de la thyroïde dans le métabolisme de plusieurs séries de substances importantes.

Il ne faut pas oublier que les chimistes et les physiologistes n'observent que des résultats totaux, et que, pour peu que les régions sensibles à la thyroïde soient importantes (et l'observation montre qu'elles le sont), l'augmentation rapide du nombre de leurs cellules et la suractivité du métabolisme local qui en est la conséquence ne peuvent pas laisser le résultat total inchangé. Ce qui paraît essentiel et semble avoir échappé, c'est la localisation de l'influence thyroïdienne que l'action sur les mitoses met nettement en évidence et qui garde sa valeur, même si la multiplication est la conséquence d'autre chose.

***

Il nous reste à discuter un point spécial qui est peut-être un peu en dehors de la question principale, mais qu'on ne peut guère laisser de côté.

Nous venons d'essayer de nous faire une idée sur le mécanisme et les causes des transformations dues à la thyroïdisation ; nous ne pouvons pas négliger la question de leur signification embryologique et évolutive.

Les auteurs qui se sont occupés de la question

admettent généralement que c'est une métamorphose brusquée qu'on provoque par la thyroïdisation (Jensen), mais la question ne paraît peut-être pas résolue avec toute la certitude désirable (Kolmann, Lenhardt). Les observations de Jensen montrent que les Amphibiens qui restent à l'état larvaire n'ont pas une thyroïde normale (Axolotl, larves de grenouilles à métamorphose retardée). Allen Benett montre que la thyroïdectomie empêche la métamorphose, qu'on peut cependant la provoquer chez les larves thyroïdectomisées par l'ingestion de substances thyroïdiennes. Cela établit avec certitude que la thyroïde joue un rôle dans la métamorphose. Dans un lot de têtards de grenouille provenant de la même ponte et placés dans les mêmes conditions, on constate que la métamorphose n'intervient pas chez tous en même temps. Si l'on examine comparativement les têtards qui sont très en avance sur les autres, on constate qu'ils ont une thyroïde beaucoup plus développée. La thyroïde subit constamment une augmentation considérable dans la période du début de la métamorphose. Il est incontestable que cette glande joue dans les phénomènes de métamorphose un rôle capital. Mais lorsqu'on pratique, comme je l'ai fait après plusieurs des auteurs cités précédemment, une thyroïdisation massive qui, généralement, aboutit à la mort, est-ce bien là une métamorphose brusquée? Ou obtient-on des régressions par accélération du métabolisme qui déterminerait entre autres choses des phénomènes analogues à ceux de la métamorphose?

L'étude histologique montre que *les zones qui croissent sous l'influence de la thyroïde correspondent jusque dans le détail aux organes caractéristiques de la vie aérienne :* poumon, langue, intestin, pattes, et que les régressions

affectent les zones qui régressent à la métamorphose avec la même précision : bec corné, queue, intestin.

Les courbes montrent que les phénomènes de croissance sont du même ordre que ceux de la métamorphose, mais beaucoup plus rapides ; les taux des coefficients mitotiques dépassant vite de beaucoup dans nos expériences les taux les plus élevés, atteints à la métamorphose normale. En présence de ces faits, on ne peut guère ne pas conclure que l'on a affaire à une métamorphose brusquée. On s'explique aisément pourquoi cette métamorphose est mortelle. La métamorphose normale l'est déjà assez souvent avec une croissance beaucoup plus lente et sans doute aussi plus de temps consacré à l'accumulation des réserves.

Je ne veux pas refaire ici l'étude bibliographique de la question de la métamorphose des Anoures. Cette question paraît devenue de plus en plus confuse à mesure qu'on a plus écrit. Les expériences montrant l'influence de la thyroïde font qu'un très grand nombre de travaux anciens sont périmés en tant qu'explication biologique du phénomène. L'intervention de l'asphyxie (Bataillon) paraît jouer un rôle très effacé. La phagocytose qui intervient avec Metschnikoff, comme prépondérante n'est évidemment qu'un phénomène secondaire, encore les phagocytes semblent-ils n'être pas, la plupart du temps, d'origine leucocytaire. (Contra Metschnikoff-Mercier.) L'influence trophique du système nerveux admise depuis Barfurth ne semble non plus jouer aucun rôle, comme cela résulte d'ailleurs des observations de Wintrebert. La thyroïde joue évidemment un rôle prépondérant, mais cependant pas le seul. Le rôle de l'inanition mis en évidence par Barfurth est certainement capital. Si on

compare la métamorphose des Anoures à celle des Urodèles, on voit que chez les premiers elle se distingue par un caractère de rapidité en quelque sorte catastrophique, puisque, comme on sait, elle entraîne fréquemment la mort, ce qui est rare chez les Urodèles.

Or, le phénomène physiologiquement cardinal de la métamorphose des Anoures, c'est la régression de l'intestin spiral et le jeûne total qui en est la conséquence : jeûne se produisant au moment où la thyroïde excite activement la croissance des zones sensibles. C'est sur ses réserves que l'animal doit fournir à cette croissance, et on comprend que les zones non indispensables régressent avec une rapidité qui varie certainement avec l'activité de la thyroïde d'une part, l'abondance des réserves de l'autre. S'il n'y a pas entre ces conditions un juste équilibre, on comprend bien que la mort puisse se produire, et elle se produit régulièrement dans la thyroïdisation massive où l'équilibre est intentionnellement rompu.

J'ai fait l'expérience suivante : Deux lots de 20 têtards de Rana temporaria : le premier lot gros et bien nourri, le deuxième lot émacié par un jeûne prolongé, reçoivent, au moment où la métamorphose débute, une petite dose de thyroïde (0,05 de poudre sèche pour un litre d'eau, durée d'action : 24 heures), destinée seulement à obvier aux insuffisances probables de la thyroïde des animaux (surtout de ceux mis à jeun) qui pourrait ralentir la métamorphose. Dans ces conditions, la métamorphose s'achève rapidement chez tous les têtards (mais à peine plus rapidement que chez certains témoins non thyroïdisés), 5 meurent à la métamorphose dans le lot des animaux gras, 15 dans le lot des animaux maigres. On comprend bien que chez les Urodèles qui peuvent continuer à se nourrir et compenser par leur alimentation une croissance trop rapide, la mort se produise moins souvent à la métamorphose.

J'ai observé qu'une fois que la métamorphose est très

avancée, la thyroïdisation massive n'a plus guère d'action accélératrice.

On ne retrouve pas non plus histologiquement une augmentation bien nette du nombre des mitoses ; il semble qu'une fois les croissances caractéristiques de la métamorphose sont près d'être achevées, les sensibles locales des organes soient épuisées ou saturées.

Je pense donc que l'idée de Swingle, de Jensen, que la thyroïdisation produit essentiellement une métamorphose brusquée peut être considérée comme un fait établi, de même qu'il paraît établi, notamment par Allen Benett, que la métamorphose normale est due à l'influence de la thyroïde.

RÉSUMÉ

L'administration massive de thyroïde aux larves d'amphibiens produit une accélération considérable de la multiplication cellulaire dans certaines zones localisées. Ces zones correspondent aux ébauches des organes de la vie aérienne.

Les autres zones sont insensibles au début à l'action de la thyroïde. Elles dégénèrent à la fin par le fait d'une inanition intense causée par la régression de l'intestin, d'une part et d'autre part, par l'appel de matériel nutritif aux zones qui sont en voie de croissance.

Certaines zones germinatives (système nerveux) sont sensibles au début, puis leur multiplication se ralentit à la période de dégénérescence.

Les diverses zones sensibles à la thyroïde réagissent de la même façon. On peut dire que la thyroïde *imprime*

une même accélération à la multiplication des zones qui lui sont sensibles.

L'analyse des faits montre que dans l'action de l'hormone thyroïdienne, il faut envisager non seulement l'excitant, mais une *sensible ou réceptrice locale* dont la répartition est parfois d'une précision curieuse. Cette sensible imprime parfois un cachet cytologique spécial aux tissus qui la possèdent. Parfois on peut montrer qu'elle ne préexistait pas de tout temps et suivre son développement.

Les modifications produites par thyroïdisation doivent être interprétées comme représentant une métamorphose brusquée.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BARFURTH. Das Hunger als forderndes Prinzip in der Natur. *Archiv. für mikr. Anat.,* t. XXIX, 1887.

— Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. *Archiv. für mikr. Anat.,* t. XXIX, 1887.

— Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarkoplasten. *Arch. für mikr. Anat.,* t. XXIX, 1887.

BAUER. Recherches sur quelques-unes des conditions qui règlent la régénération des membres amputés chez le têtard de grenouille. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.,* t. XXXXI, 1905.

BRISSAUD et BAUER. Modifications de la moelle consécutives aux amputations des membres chez le têtard. *Revue neurologique,* 15 sept. 1904.

BENNETT (Allen). The results of thyroid removal in the larvæ of Rana pipiens. *Journ. of exper. Zool.,* t. XXIV, 1917.

BRACHET (A.). Recherches sur l'ontogénèse de la tête chez les Amphibiens. *Arch. de Biol.,* t. XXIII, 1908.

GODLEWSKI. Versuche über den Einfluss des Nervensystems auf die Regenerationerscheinungen der Molche. *Bull. Acad. Sciences Cracovie,* 1904.

GÖTTE. Die Entwicklung der Kopfnerven bei Fischen und Amphibien. *Arch. für mikr. Anat.,* t. LXXXV, 1914.

GUDERNATSCH (J.-F.). Fütterungsversuche an Kaulquappen. *Verh. der Anat. Ges. Munich et Centralblatt für Phys.,* 1912.

— Feeding experiments on tadpoles, etc. *Arch. für Entwicklungsmech,* 1913.

HARRISSON (R.-G.). The growth and regeneration of the tail of the frog larva. *Johns Hopkins hosp. Bull.,* 1899.

JENSEN (O.-C.). La glande thyroïde et les anomalies de la métamorphose chez les Anoures. *C. R. Soc. Biol.,* 1920, p. 949.

JOLLY. Influence du froid sur la durée de la division cellulaire. *C. R. Soc. Biol.,* t. LV, p. 193, 1903.

KOLLMANN (M.). Influence de l'extrait de thyroïde sur certains caractères sexuels des tritons. *C. R. Soc. Biol.,* t. LXXXII, p. 793, 1919.

— Quelques précisions sur l'accélération de la métamorphose des Anoures sous l'influence de l'extrait de thyroïde. *C. R. Soc. Biol.,* t. LXXXII, p. 1009, 1919.

Lim (R.-K.-S.). The effect on thyroid extract on tadpoles. *Proc. of Phys. Society*, 7 juin 1919.

Rogoff et Marine, cités d'après Jensen.

Roux (W.). Der Kampf der Theile im Organismus. *Leipzig,* 1881.

Stottner. Beeinflüssung des Wachstums von Kaulquappen durch Verfütterung von Thymus und Geschlechtorganen. *Jahr. für Kinderheilk.*, t. LXXXIII, p. 154, 1918.

Swingle (W.-W.). The acceleration of metamorphosis in frog larvæ by thyroid feeding, etc. *Journ. of exper. Zool.,* t. XXIV, p. 521, 1917.

— The effects on inanition upon the development of germ glands of frog larvæ. *Ibid.,* p. 545.

Uhlenhuth. Nature of the retarding influence of the thymus upon Amphibian metamorphosis. *Journ. of exper. Phys.,* t. I, p. 305, 1919.

— Relation between metamorphosis and other devlopmental phenomena in Amphibians. *Journ. of exper. Phys.,* N° 5, p. 525, 1919.

— Is the influence of thymus feeding upon development, metamorphosis and growth due to a specific action of that gland? *Journ. of exper. Phys.,* t. XXV, p. 135, 1918.

— Relation between thyroid gland, metamorphosis and growth. *Journ. of general Phys.,* mars 1919.

Walter (F.). Schilddrüse und Regeneration. *Archiv. für Entwickelungsmech,* t. XXXI, p. 91, 1910.

Wintrebert. Sur l'accomplissement régulier des fonctions de nutrition, des processus d'ontogénèse, de régénération et de métamorphose chez des larves d'Alytes, en l'absence d'une grande étendue de la moelle. *C. R. Soc. Biol.,* t. LX. p. 70, 1905.

— Métamorphose de la salamandra mac. sans moelle. *C. R. Acad. Sciences,* t. CXXXIX, 1905.

— Régénération des membres postérieurs chez l'axolotl adulte après ablation de la moelle lombo-sacrée. *C. R. Soc. Biol.,* t. LVI, p. 725, 1905.

DIJON — DARANTIERE.




09-20 STD ECO
8 032919 996824
www.colibrisystem.com

